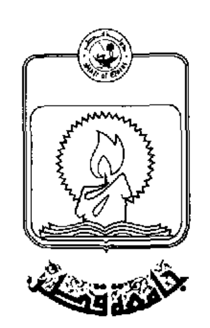
جامعة قطر



أساسيات فسيولوجيا النبات

د. بسام طه ياسين

أستاذ مساعد بجامعتي قطر والموصل

قسم العلوم البيولوجية

كلية العلوم - جامعة قطر

١٤٢٢هـ - ٢٠٠١م

٥٨١,١ بسام طه ياسين

أساسيات فسيولوجيا النبات/بسام طه ياسين. ـ

الدوحة : جامعة قطر. لجنة التعريب، ٢٠٠٠ .

٧٣٠ ص : ابيض ؛ ٢٧ سم

رقم الإيداع بدار الكتب القطرية : ٤٠٦ / ٢٠٠٠

الرقم الدولي الموحد للكتاب : ٨-٨١-٤٦-٩٩٩٢١

بسم الله الرحمن الرحيم

مقدمة المؤلف

الحمدُ لله والصلاة والسلام على سيد الكائنات وخاتم الأنبياء والمرسلين محمد (صلى الله عليه وسلم)، فيسعدني أن أقدم للطالب الجامعي في الوطن العربي هذا الجهد المتواضع والذي حرصتُ من خلاله أن يكون جامعاً شاملاً لكافة مواضيع فسيولوجيا النبات، والذي يغطي كافة مقررات هذا العلم، والتي تُدَّرس في جامعة قطر في كليتي العلوم والتربية. وقد ابتدأ التفكير بهذا المشروع منذ سنوات طويلة حيث لاحظتُ أن المكتبة العلمية الجامعية بحاجة إلى كتاب منهجي يستفيد منهُ الطالب بشكل خاص. وقد حرصتُ على إغناء الكتاب بالأشكال التوضيحية والمسارات الأيضية لتوضيح مختلف الأنشطة والفعاليات الفسيولوجية كما وردت في المراجع الأجنبية خصوصاً وأن كلية العلوم مقبلة على التدريس باللغة الإنجليزية. كما أن هذا الكتاب يعد مرجعاً أساسياً لطلبة كلية التربية لغرض متابعة أحدث المعلومات في موضوع فسيولوجيا النبات فضلاً عن استفادة الطالب بعد التخرج.

وقد ختمتُ الكتاب بفصل خاص بفسيولوجيا الإجهاد والذي تركز على الإجهادات المائية والملحية والحرارية. ولايغيب عن البال بأن النباتات المزروعة في دولة قطر تعاني من تلك الإجهادات وبالتالي لابد للطالب أن يأخذ فكرة عن الأسس الفسيولوجية للإجهاد.

وبهذه المناسبة لابد لي من تقديم أسمى آيات الشكر والعرفان إلى جامعة قطر وعلى رأسها سعادة مدير الجامعة الدكتور عبد الله بن صالح الخليفي والسيد الدكتور عبد الله حسين راشد الكبيسي عميد كلية العلوم وإلى لجنة التعريب بالجامعة ممثلة بمقررها السيد الدكتور حميد عبد الله المدفع وذلك لتقديم التسهيلات لطبع هذا الكتاب. ولايسعني إلا أن أتقدم بجزيل الشكر إلى كل من شجع وساعد في إخراج هذا الكتاب وخصوصاً الأستاذ الدكتور عادل محمد محاسنه رئيس قسم العلوم البيولوجية وأعضاء هيئة التدريس في القسم الذين قدموا تقريراً أولياً عن الكتاب.

كما لايفوتني أن أتقدم بالامتنان العميق للسادة الذين قاموا بتحكيم هذا الكتاب وإبداء الملاحظات القَيِّمة والتي ساهمت في إخراج هذا الكتاب. والشكر الجزيل للسيد سعد عثمان حامد أبو العز بعمادة كلية العلوم بجامعة قطر لطباعة مسودات هذا الكتاب.

أدعو الباري عز وجل أن يوفق الجميع لفعل الخير وأن أكون قد وفقت في إعداد هذا الكتاب حتى يأخذ حيزاً بين المصادر العلمية العربية في مجال فسيولوجيا النبات.

والله الموفق

المؤلف

المحتويات

رقم الصفحة

الباب الثالث: الكيمياء الحيوية والأيض

الباب الرابع: النمو والتطور

مقدمة عن علم فسيولوجيا النبات

Introduction to Plant Physiology

يهتم علم فسيولوجيا النبات بكيفية تأدية النبات لوظائفه الحيوية . ويشمل ذلك فهم عمليات النمو والأيض والتكاثر . وتُعد دراسة وظيفة الخلية وعضياتها عملاً مكملاً لدراسة هذا العلم، بمعنى أن دراسة فسيولوجيا الخلية Cell Physiology ضرورية لأجل فهم وظائف أعضاء النبات . والسؤال الذي يطرح نفسه حول كيفية اختلاف هذا العلم عن بقية العلوم ذات الصلة القريبة جداً منه مثل الكيمياء الحيوية Biochemistry والفيزياء الحيوية Biophysics وعلم الأحياء الجزيئية Molecular biology . فمثلاً عند أخذ عملية البناء الضوئي Photosynthesis كمثال فإن المختص بالكيمياء الحيوية يقوم بتنقية إنزيمات عملية البناء الضوئي ودراستها مختبرياً داخل أنابيب الاختبار، ويقوم المختص بالفيزياء الحيوية بعزل الأغشية الخاصة بعملية البناء الضوئي وتحديد خصائصها الطبيعية داخل أدوات القياس الخاصة، كما يقوم المختص بعلم الأحياء الجزيئية بتكثير Cloning المورثات (الجينات) المسؤولة عن تشفير Encode بروتينات البناء الضوئي لدراسة تنظيمها، بينما يقوم المختص بعلم فسيولوجيا النبات بدراسة البناء الضوئي كما هي حاصلة بالفعل عند مختلف مستويات التنظيم من البلاستيدات إلى الخلية والورقة ومجمل النبات .

يعود تاريخ علم فسيولوجيا النبات إلى تاريخ اكتشاف الخلية النباتية من قبل Robert Hooke (١٦٦٥)، واستطاع بعض الباحثين في القرن التاسع عشر الميلادي دراسة امتصاص وانتقال المواد الأولية والماء في أنسجة النبات فقد أشار Strasburger (١٨٩١) إلى كيفية امتصاص الماء وانتقاله. كما وضع كل من Dixon و Joly (١٨٩٤) وكذلك Askenasy(١٨٩٥) نظرية الشد والتماسك Cohesion - Tension Theory وتوضيح دور النتح Transpiration في عملية صعود العصارة النباتية إلى قمة النبات . أما في مجال حركة المواد الغذائية المصنعة فقد وصف Hartig (١٨٣٧) الأنسجة اللحائية تشريحياً

وفسيولوجياً ، كما أجرى Malpighi (١٦٨٦) تجارب التحليق Girdling المعروفة . وقام Wilhelm(١٨٨٠) بتشخيص الخلايا المرافقة ودورها الفسيولوجي في النقل اللحائي . واستمرت الدراسات على هذا الموضوع لغاية منتصف القرن العشرين الميلادي وخصوصاً في مجال سريان العصارة اللحائية . وفي مجال تغذية النبات كانت هناك دراسات عديدة حول هذا الموضوع ومن أشهر العلماء بهذا المجال Knop و Sacks و Hoagland و Arnon . كما درس Epstein (١٩٧٢) آلية امتصاص العناصر الغذائية .

كذلك كانت هناك دراسات مبكرة في مجال العمليات الحيوية الأيضية مثل دور الإنزيمات في عمليات التخمر والتنفس . وكان للعالم Krebs (١٩٤٧) دور في اكتشاف التفاعلات الخاصة بالتنفس الهوائي داخل المايتوكوندريا والتي سميت باسمه (دورة كريبس Krebs cycle) . أما عملية البناء الضوئي ودور الضوء والصبغات فقد درست منذ أوائل القرن الثامن عشر الميلادي وإلى الآن . فقد لاحظ Priestly (١٧٧١) تحرير الأكسجين من النباتات الخضر ، ودرس Engelmann (١٨٨٨) دور الكلوروفيل أو اليخضور Chlorophyll في عملية البناء الضوئي . وجاء Blackman (١٩٠٥) ليكتشف تفاعلات الضوء Light reactions والظلام Dark reactions (التفاعلات اللاضوئية) وتلاه Hill (١٩٣٧) و Emerson (١٩٦٠) في كشف تفاصيل تفاعلات الضوء . أما Calvin ومساعدوه (١٩٥٦) فقد درسوا تفاعلات الظلام في عملية البناء الضوئي .

وكانت الدراسات في مجال آلية السيطرة الوراثية وبناء البروتينات من أهم الدراسات والتي لازالت جارية حتى يومنا هذا . وكان Watson و Crick (١٩٥٣) أول من وضع تصميماً دقيقاً للحامض النووي الرايبوزي منقوص الأكسجين DNA فضلاً عن دوره في تكوين الحامض النووي الرايبوزي RNA والبروتينات .

وفي مجال دراسة هرمونات النبات ، فقد أُجريت هذه الدراسات في نهاية القرن التاسع

عشر الميلادي وبالتحديد منذ أن لاحظ شارلس دارون Charles Darwin (١٨٩٠) ظاهرة الانتحاء الضوئي Phototropism ، واستمرت هذه الدراسات لتلقي الضوء على أنواع تلك الهرمونات وتأثيراتها الفسيولوجية والكيموحيوية وآليات عملها . ولازالت الدراسات جارية إلى يومنا هذا لدراسة كيفية ارتباط تلك المركبات بأغشية النبات وآلية تأثيرها في المادة الوراثية في النواة .

وحقيقة الأمر أن الدراسات والبحوث الخاصة بعلم فسيولوجيا النبات قد تطورت في كافة جوانب هذا العلم لتلتقي مع الدراسات الجارية في مجالات العلوم الأحيائية الأخرى وخاصة علم البيئة والوراثة والكيمياء الحيوية ، وأخيراً العلوم الحديثة مثل الفيزياء الحيوية وعلم الأحياء الجزيئية . ومما لاشك فيه أن لعلم فسيولوجيا النبات أهمية كبيرة في تفسير التأثيرات البيئية والوراثية على أنشطة الكائن النباتي . ففي السنوات الأخيرة برزت أهمية علم فسيولوجيا النبات في فهم كثير من الظواهر البيئية وتأثيراتها على نمو وأيض وإنتاجية المحاصيل الحقلية . وتعاني كثير من بلدان المنطقة العربية والعالم من ظروف بيئية مختلفة كارتفاع درجة الحرارة أو انخفاضها أو قلة الأمطار أو زيادة ملوحة التربة فضلاً عن مشكلة الجفاف . ومن المناسب جداً بل من الضروري البحث عن الأصناف الزراعية التي تستطيع أن تتأقلم في الظروف البيئية المتطرفة . ويأتي علم فسيولوجيا النبات ليساهم مع العلوم الأخرى وخاصة في مجال علم الوراثة وعلم البيئة من حيث فهم وإدراك سبب تفوق بعض الأصناف الزراعية على غيرها أو سبب اختيار صنف ما دون غيره إضافة إلى تحديد الخصائص الزراعية والفسيولوجية والكيموحيوية التي ترتبط بتأقلم بعض الأصناف لظروف البيئة القاسية . ومن الجدير بالذكر في هذا المجال هو بروز اتجاهات حديثة في السنوات الأخيرة للحصول على بعض الأصناف الزراعية ذات المقاومة العالية للظروف البيئية القاسية فضلاً عن مقاومتها للأمراض وإنتاجيتها العالية . وفي مقدمة الجهود في هذا المجال هو نتائج التهجين الوراثي Genetic hybridization واستعمال تقنيات الهندسة الوراثية Genetic engineering بما

تقوم به من إعادة تنظيم الجينات وتركيب الحامض النووي الرايبوزي منقوص الأكسجين DNA . ويأتي علم فسيولوجيا النبات ليقوم بمهمة الفحص والتدقيق للتأكد من نتائج مايقوم به علماء الوراثة والمتخصصين في مجال الهندسة الوراثية . كما برزت اتجاهات حديثة أخرى يمكن أن تساهم في إكثار الأصناف الجيدة مثل استعمال تقنيات زراعة الأنسجة Tissue cultures .

أما في مجال تطور علم فسيولوجيا النبات ذاته فثمة تقنيات حديثة قد كشفت الكثير من المفاهيم التي كانت غامضة حتى لوقت قريب . فقد أزيل الغموض حول عملية النقل عبر الأغشية . كما أن تقنيات إعادة تنظيم DNA (تأشب) (Recombinant DNA techniques) قد وفرت أدوات تقنية لفهم الكثير حول تنظيم عمل الهرمون والضوء للتعبير الجيني وتطور النمو في النبات . وأن التحليل بالأشعة السينية البلوري X-ray crystallographic analysis للبروتين ومعقدات البروتين - الصبغة مثل إنزيم Rubisco (Ribulose bisphosphate carboxylase/oxygenase) ومركز تفاعل عملية البناء الضوئي، قد وفرت النظرة الأولى للآليات الجزيئية لعملية تثبيت الكربون فضلاً عن تفاعلات الضوء لعملية البناء الضوئي . ويمكن اعتبار ذلك لمحات من التطور التقني لدراسات الأنشطة الفسيولوجية المختلفة . وسنحاول في هذا الكتاب الجمع بين المواضيع الأساسية لعلم فسيولوجيا النبات والمفاهيم الحديثة التي تعززت من خلال الأساليب العصرية والتقنيات المتطورة .

الباب الأول

تركيب ووظيفة النظام الحي

Structure and Function of the Living System

الفصل الأول

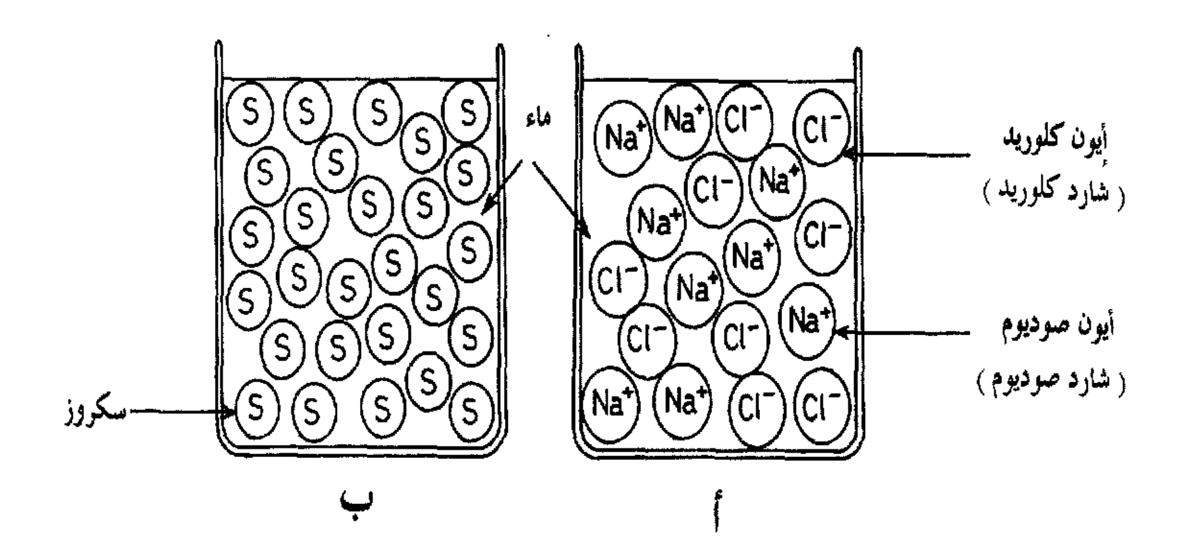
المحاليل والنظام الغرواني
Solutions and Colloidal System

يعود اهتمام علماء فسيولوجيا النبات بموضوع المحاليل أساساً إلى أن النظام الحي إنما هو مخلوط معقد تجري بداخله شتى الأنشطة والفعاليات. وأن تلك الأنشطة ماكانت لتحدث لولا الوسط المائي الذي بداخله تنغمر العضيات والمكونات الخلوية المختلفة. لذلك فإن دراسة أنواع المخاليط وخصائصها وطبيعتها يقودنا إلى فهم طبيعة المادة الحية.

والمخلوط بكل بساطة عبارة عن مزيج من مادتين أو وسطين (أو أكثر) بنسب مختلفة، وهما الوسط المنتشر Dispersed medium ووسط الانتشار Dispersion medium. وقد حددت أربعة أنواع من المخاليط حسب حالة المادة المنتشرة وحجمها في وسط الانتشار وهي:

أ - **المحاليل** Solutions

وفي هذا النوع من المخاليط يذوب الوسط المنتشر (المذاب Solute) في وسط الانتشار (المذيب Solvent). وينتشر المذاب في المذيب انتشاراً متجانساً بحيث لايمكن رؤية الدقائق المنتشرة بأية واسطة للرؤية. ومن أمثلة المحاليل محلول الملح أو السكر في الماء (شكل ١-١). يُلاحظ أن المواد الذائبة عبارة عن أيونات (شوارد) أو جزيئات في هذه المحاليل. ويبلغ قطر الدقائق المنتشرة في المحاليل أقل من ١ نانومتر (نانومتر = $١٠^{-٩}$ متر).



شكل (١-١)

(أ) محلول كلوريد الصوديوم في الماء

(ب) محلول سكروز في الماء

كلوريد الصوديوم مادة متأينة بينما السكروز مادة غير متأينة

(الشكل يمثل تصور لتوزيع الأيونات أو الجزيئات في المحلول)

ب - الأنظمة الغروانية Colloidal Systems

وفي هذا النوع من الأنظمة تتجزأ المادة إلى دقائق وتجمعات جزيئية بحيث تبقى منتشرة ولاتترسب إلى حين، حيثُ يعتمد ذلك على مدى ثبات النظام الغرواني ويمكن رؤيتها بواسطة المجهر الالكتروني. وستناقش الخصائص الأخرى لهذه الأنظمة لاحقاً. ومن أمثلة الأنظمة الغروانية الجلاتين والنشا في الماء. ويتراوح قطر الدقيقة الغروانية بين ١ - ١٠٠٠ نانومتر.

ج - المعلقات Suspensions

وفي هذا النوع من المخاليط تكون الدقائق المنتشرة كبيرة بحيث تترسب بعد برهة من الزمن. ومن أمثلة هذا النوع من المخاليط خليط الماء والرمل حيث يترسب الرمل بعد مدة قصيرة من الزمن. ويبلغ قطر الدقائق العالقة أكثر من ١٠٠٠ نانومتر.

د - المستحلبات Emulsions

وهي مخاليط سائلة في أوساط سائلة، وتكون مكونات هذه الأنظمة غير ممتزجة مثل الزيت في الماء. ويكون قطر قطرات السائل المنتشرة أكثر من ١٠٠٠ نانومتر. وتميل تلك القطرات إلى الاندماج مكونة قطرات كبيرة لتشكل طبقة منفصلة عن وسط الانتشار. ومن الجدير بالملاحظة أن المستحلبات غير ثابتة إذا كانت بتركيزات عالية، إلا أنه بالإمكان جعل المستحلب ثابتاً بإضافة عامل استحلاب Emulsifying agent. وتؤدي عوامل الاستحلاب ذلك الدور بطريقتين:

أ - قد تقوم بإنقاص الشد السطحي للسوائل وبالتالي تخفض ميل قطرات السائل المنتشرة للتجمع.

ب - قد تشكل طبقة واقية أو غشاء حول تلك القطرات لجعلها صعبة التجمع مع بعضها البعض. ويعد الحليب مستحلب شائع مؤلف من قطرات دهنية منتشرة في الماء مع الكازين Casein كعامل استحلاب.

وفي الحقيقة بأن حجم الدقائق المنتشرة يعد أساساً لتقسيم المخاليط فإن زيادة حجم الدقائق سواءً كانت صلبة في سائل أو سائل في سائل عن حد معين يغير من خصائص المحاليل. ويوضح الجدول (١-١) مقارنة بين تلك الأنواع المختلفة من المخاليط.

جدول (١-١)

مقارنة بين أنواع المخاليط المختلفة

	محلول	نظام غرواني	معلقات ومستحلبات
١	الدقائق المذابة بحالة أيونية أو جزيئية	الدقائق المنتشرة بحالة تجمعات جزيئية. والدقيقة الغروانية عبارة عن مئات أو آلاف من الجزيئات	الدقائق كبيرة أو قطرات غير ممتزجة
٢	لايمكن رؤيتها بأية واسطة للرؤيا (مجهر ضوئي أو الكتروني)	يمكن رؤيتها بالمجهر الالكتروني أو المجهر الدقيق Ultramicroscope	يمكن رؤيتها بسهولة بالمجهر الضوئي
٣	قطر الدقائق أقل من ١ نانومتر	قطر الدقائق يتراوح بين ١ - ١٠٠٠ نانومتر	قطر الدقائق والقطرات أكبر من ١٠٠٠ نانومتر
٤	تنفذ الأيونات والجزيئات خلال ورق الترشيح أو المرشح الدقيق أو خلال الأغشية شبه المنفذة	لاتنفذ الدقائق الغروانية خلال المرشح الدقيق ويكون انتشارها ببطء خلال الأغشية شبه المنفذة	لاتنفذ الدقائق أو القطرات من خلال أي نوع من المرشحات
٥	لاتتميز الدقائق المنتشرة بظاهرة الحركة البراونية وتندال	تتميز الدقائق الغروانية بظاهرة الحركة البراونية وتندال	لاتتميز الدقائق والقطرات بظاهرة الحركة البراونية وتندال

النظام الغرواني Colloidal System

إن لدراسة المحاليل أو الأنظمة الغروانية وخصائصها أهمية كبيرة في فهم طبيعة وخصائص الوسط الحي في الخلية. وكما هو معروف بأن البروتوبلازم يوصف بأنه ذو خصائص غروانية وبالتالي فإن دراسة هذا النظام يعد مدخلاً مهماً لفهم خصائص البروتوبلازم. وكما هو معروف بأن أعداد كبيرة من التفاعلات الحيوية تجري في آن واحد في الخلية الصغيرة الحجم ذلك أن الخصائص الغروانية التي يمتاز بها البروتوبلازم إنما تجعله ذو أسطح كثيرة وفعالة، وأن قطر الدقيقة الغروانية يتراوح بين ١ - ١٠٠٠ نانومتر وهذا من شأنه أن يجعل المساحة السطحية الداخلية للخلية كبيرة جداً من أجل تسهيل حدوث أعداد كبيرة من التفاعلات الحيوية في الوقت نفسه. ومن الجدير ذكره أن نظام الخلية الداخلي ماهو إلا نظام غشائي ذلك أن العضيات الخلوية البروتوبلازمية في حقيقتها عبارة عن أنظمة غشائية تحدث عليها أو بين طياتها تلك التفاعلات الحيوية. ولأجل توضيح كيفية زيادة المساحة السطحية الداخلية بوجود النظام الغرواني فيمكن التصور أن مكعباً طول ضلعه ١ سم تكون مساحته السطحية ٦ سم٢ وحجمه ١ سم٣، وإذا ما قُطع هذا المكعب إلى أجزاء صغيرة تقترب من أبعاد الدقائق الغروانية فإن الحجم يبقى ثابتاً لكن المساحة السطحية تزداد لدرجة كبيرة. فإذا كان قطر تلك الدقائق ١٠ نانومتر فإن المساحة السطحية تصبح ٦٠٠م٢. وبالتالي يمكن للمرء أن يتخيل كِبَرْ المساحة السطحية الداخلية للخلايا بما يوفره النظام الغرواني الذي يمتاز به البروتوبلازم. وأن كلمة غرواني (شبه غروي Colloid) قد اشتقت من قبل توماس جراهام Thomas Graham (١٨٦١) وهي مأخوذة من أصل يوناني، فكلمة Kolla تعني غراء بينما كلمة Eidos تعني شبيه. وفي الطبيعة يمكن ملاحظة حالات غروانية متباينة يختلف فيها الوسط المنتشر ووسط الانتشار. ويوضح الجدول (١-٢) الأنواع المختلفة للحالات الغروانية.

جدول (١-٢)

الأنواع المختلفة من الأنظمة الغروانية

المثال	الوسط المنتشر	وسط الانتشار
مسحوق الفحم	غاز	صلب
المشروبات الغازية	غاز	سائل
الضباب	سائل	غاز
مستحلب الحليب	سائل (حبيبات الدهن)	سائل (اللبن)
الجلاتين	سائل	صلب
الدخان	صلب	غاز
الطين في الماء	صلب	سائل
السايتوبلازم	صلب	سائل
السبائك	صلب	صلب

ويمكن تقسيم الغروانيات حسب علاقة الدقائق الغروانية بوسط الانتشار إلى نوعين:

١ - نظام غرواني محب لوسط الانتشار Lyophilic System

وفي هذا النظام يوجد نوع من الألفة أو نوع من التجاذب بين الوسط المنتشر ووسط الانتشار. وتحاط الدقائق الغروانية بأغشية سائلة إضافة إلى أنها مشحونة بشحنات سالبة أو موجبة (شكل ١-٢أ). وإذا كان وسط الانتشار ماءً فإن النظام الغرواني في هذه الحالة يسمى نظام غرواني محب للماء Hydrophilic colloids. ومن أحسن الأمثلة لهذا النوع من الأنظمة هو محلول النشا أو الجلاتين في الماء. ومن الخصائص التي تمتاز بها بعض الغروانيات المحبة لوسط الانتشار تحت درجات الحرارة المنخفضة هو تحولها إلى الشكل الهلامي (كثير اللزوجة) شبيه بالحالة الصلبة وتدعى هذه العملية Gelation، حيث تشكل الدقائق الغروانية مع بعضها خيوط وسلاسل متشابكة ويشغل الطور السائل (وسط الانتشار) المسافات البينية إضافة إلى أن قسم منه يشكل طبقات حول الدقائق الغروانية. أما عند التسخين فإن الماء يتحرر من المسافات البينية ومن الطبقات المحيطة بالدقائق الغروانية ويتحول المحلول إلى حالة السيولة وتدعى هذه العملية Solation. إن تغير السول Sol إلى جل Gel وبالعكس من

الظواهر التي يمكن ملاحظتها في حالات كثيرة مثل تغير الجلاتين Gelatine أو الجلي المُصَنَّعْ من حالة السيولة Sol إلى حالة الصلابة Gel بالتبريد حيثُ يصبح النظام متماسكاً، وبرفع درجة الحرارة يعود نظام الجل إلى سول وتسمى هذه الظاهرة بظاهرة انعكاس الأطوار Thixotrophy (شكل ١-٣). ويمكن استعمال ظروف غير درجة الحرارة لغرض انعكاس الأطوار. غير أن الأنظمة الغروانية الحية يمكن أن تتغير خصائصها الفيزيائية والكيميائية بتغير درجة الحرارة، وعلى سبيل المثال فإن تعرض البيض إلى درجة حرارة عالية تجعل البروتين متغير الخصائص Denaturated والذي لايمكن أن يعود إلى حالته الطبيعية بالتبريد. لكن من الجدير بالذكر في هذا المجال بأن تكوين الأقدام الكاذبة في الأميبا إنما يعود أساساً إلى تغير الجل إلى سول للبروتوبلازم وذلك بتكسير خيوط الأكتين Actin filaments ، وبعد تكوين القدم الكاذب تعود حالة السول إلى جل ثانية ... وهكذا.

٢- نظام غرواني كاره لوسط الانتشار Lyophobic System

وفيه يكون الطوران غير متجاذبين بل يدفع أحدهما الآخر أي لاتوجد أُلفة بين الوسط المنتشر ووسط الانتشار. ومن الأمثلة على هذا النوع من الأنظمة هو محلول هيدروكسيد الحديديك الناتج من غلي كلوريد الحديديك والماء (شكل ١-٢ب).

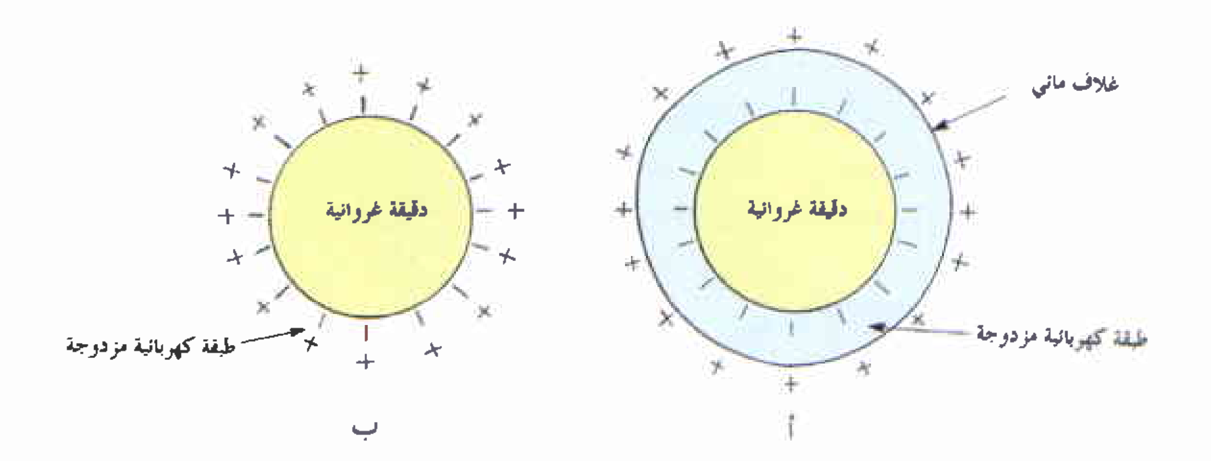
$$FeCl_3 + 3H_2O \xrightarrow{\text{غلي}} Fe(OH)_3 + 3HCl$$

خصائص النظام الغرواني Properties of Colloidal System

هناك مجموعة من الخصائص التي تمتاز بها الدقائق الغروانية وكما يلي:

١- ظاهرة تندال Tyndall Phenomenon

وهي ظاهرة ضوئية تمتاز بها الدقائق الغروانية وسميت باسم مكتشفها جون تندال John Tyndall، حيث عندما يمرر شعاع ضوئي في نظام غرواني فإنه يُلاحظ مسار الأشعة الضوئية عندما يُنظر إلى هذا المحلول من الجهة الجانبية أو عمودياً على اتجاه الأشعة الضوئية. ويُلاحظ النظام الغرواني بشكل غائم وهذا ناتج عن تشتت الضوء بوساطة الدقائق الغروانية (شكل ١-٤). ويمكن رؤية مسار الضوء كأنه مخروط ذو لون أزرق باهت ويتغير اللون بناءً على حجم الحبيبات وتختفي هذه الظاهرة إذا تشابه معاملا الانكسار Reflection coefficient للدقائق المنتشرة ودقائق وسط الانتشار.

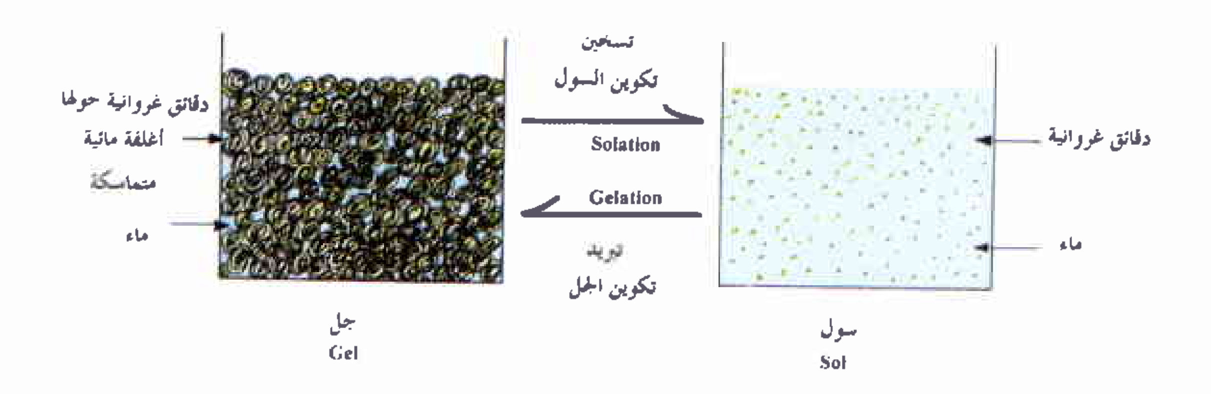


شكل (١-٢)

أنواع الدقائق الغروانية حسب علاقتها بوسط الانتشار:

(أ) دقيقة غروانية محبة لوسط الانتشار

(ب) دقيقة غروانية كارهة لوسط الانتشار



شكل (١-٣)

ظاهرة انعكاس الأطوار في الأنظمة الغروانية المحبة لوسط الانتشار

٢- الحركة البراونية Brownian Movement

لاحظ روبرت براون Robert Brown (١٨٢٨) أن الدقائق المنتشرة في الأنظمة الغروانية، وكذلك بعض المعلقات تتحرك حركة تذبذبية بصورة عشوائية وفي جميع الاتجاهات. وتنجم هذه الحركة عن اصطدام الدقائق الغروانية بجزيئات وسط الانتشار. وفي الحقيقة بأن ظاهرة الحركة البراونية إنما تتضح في الغروانيات الكارهة لوسط الانتشار بسبب عدم وجود الأغلفة من وسط الانتشار وقلة لزوجة الوسط الغرواني بعكس الغروانيات المحبة لوسط الانتشار. ويمكن ملاحظة الحركة البراونية باستعمال المجهر الدقيق Ultramicroscope.

٣- اللزوجة Viscosity

مما هو معروف بأن اللزوجة ظاهرة فيزيائية والتي تُعرَّف بأنها مقاومة السائل للانسياب. وأن لزوجة الغروانيات تختلف حسب نوعها، فلزوجة الغروانيات الكارهة لوسط الانتشار تكون قليلة إذا ماقورنت بالغروانيات المحبة لوسط الانتشار. ويعود السبب إلى تميؤ الدقائق الغروانية في النوع الأخير وقلة الماء نسبياً في الوسط مما يؤدي إلى لزوجتها. وتزداد اللزوجة النسبية للغروانيات المحبة لوسط الانتشار مقارنة مع الغروانيات الكارهة لوسط الانتشار بازدياد تركيز الوسط المنتشر (شكل ١-٥).

٤- الترشيح والانتشار خلال الأغشية

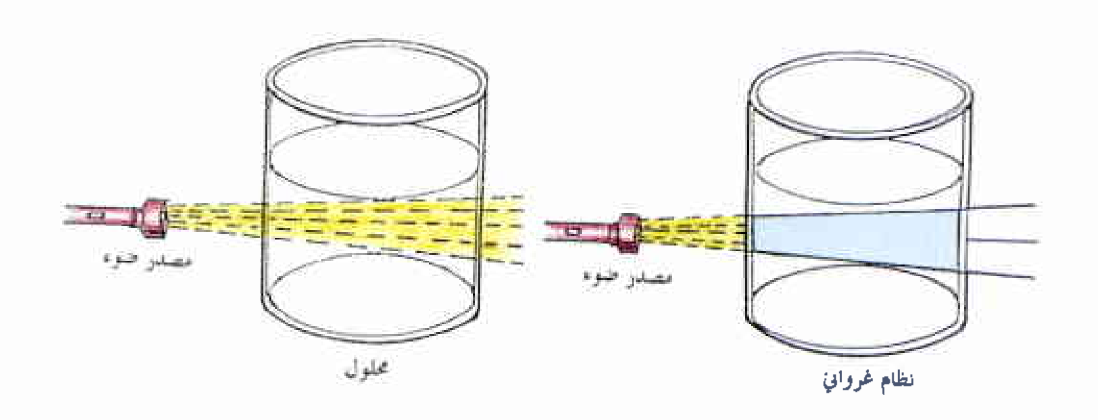
Filteration and Diffusibility Through Membranes

تنفذ الدقائق الغروانية خلال ورق الترشيح العادية، لكنها لاتنفذ خلال المرشح الدقيق Ultrafilters، حيث أن المرشح الدقيق مؤلف من إسترات السليلوز الخاملة أحيائياً والتي يكون قطر فتحاتها أصغر من قطر الدقائق الغروانية. وقد استغلت هذه الميزة أو الخاصية لغرض فصل المواد البلورية الذائبة (أيونات وجزيئات) عن الدقائق الغروانية بعملية تسمى الفصل الغشائي Dialysis (شكل ١-٦). ومن الجدير بالذكر بأن المحاليل الغروانية ذات جهود أزموزية Osmotic potentials ضعيفة ودرجة انتشارها أقل مما في المحاليل وذلك لكبر حجم الدقائق الغروانية مقارنة مع الأيونات والجزيئات.

٥- التجمع السطحي أو الامتزاز Adsorption

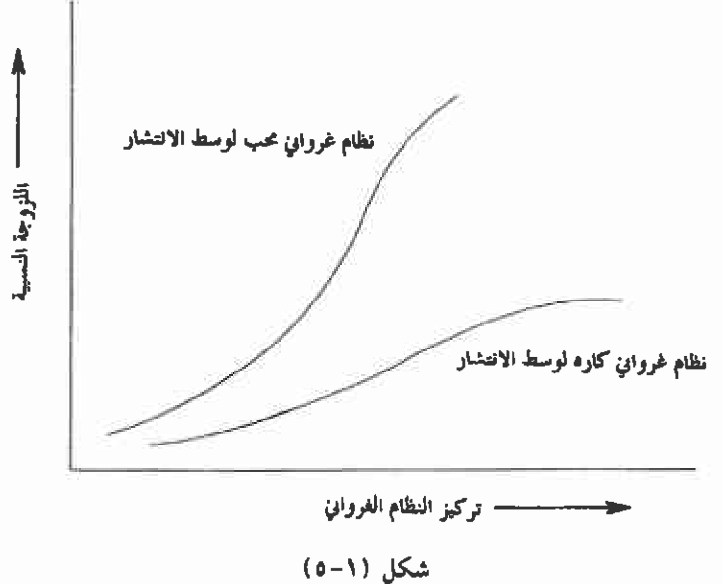
يعرف التجمع السطحي بأنه قابلية الأيونات أو الجزيئات على التجمع على السطوح البينية للسوائل أو المواد الصلبة. ويتوقف ذلك على عاملين هما مقدار السطح المعرض والطبيعة الكيمياوية للمواد. وأن لهذه الخاصية أهمية كبيرة في الصناعة حيث تستعمل في قصر أو إزالة ألوان المحاليل السكرية وذلك بمزجها مع مسحوق الفحم

الحيواني حيث تتجمع المواد الملونة سطحياً على حبيبات دقائق الفحم الغروانية. وأن لصغر حجم الدقائق الغروانية أهمية كبيرة في زيادة المساحة السطحية وبالتالي في عملية التجمع السطحي، هذا فضلاً عن أن الدقائق الغروانية تمتلك العديد من الأسطح المتفاعلة Reactive surfaces والتي تؤدي دوراً مهماً في الفعاليات المختلفة خصوصاً إذا كان ذلك يشمل البروتوبلازم باعتباره ذو خصائص غروانية.



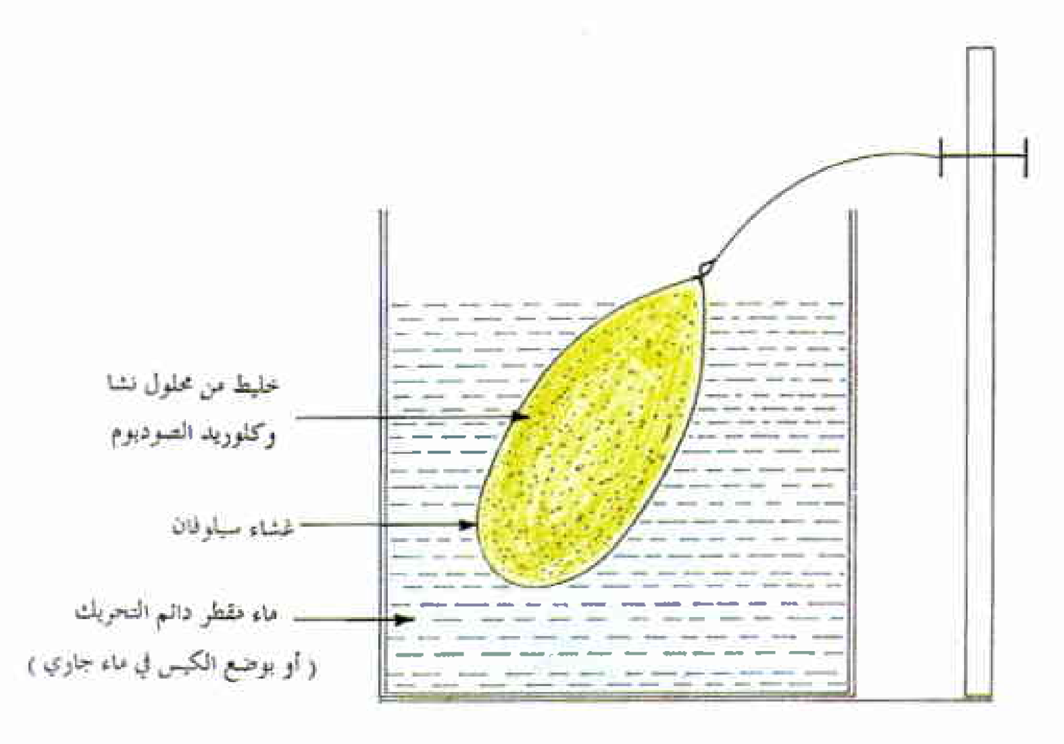
شكل (١-٤)

ظاهرة تندال تبدو واضحة تماماً في الأنظمة الغروانية، بينما لاتتضح هذه الظاهرة في المحاليل



شكل (١-٥)

تأثير زيادة تركيز النظام الغرواني في اللزوجة النسبية



شكل (١-٦)

الفصل الغشائي

٦- الخواص الكهربائية للأنظمة الغروانية

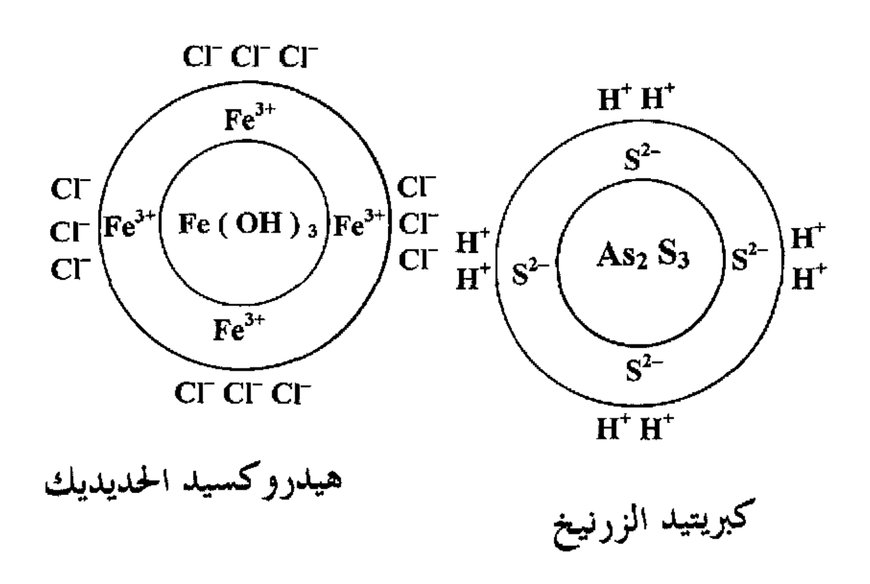
Electrical Properties of Colloidal Systems

تحمل الدقائق الغروانية عادة شحنات كهربائية معينة موزعة على سطح الدقائق. ويكون ذلك واضحاً في الغروانيات الكارهة لوسط الانتشار. لكن النظام الغرواني متعادلاً بسبب تعادل الشحنات الموجودة على سطح الدقائق الغروانية بما يساويها من وسط الانتشار وهذا مايُكَوِّن طبقة كهربائية مزدوجة Electric double layer ويمكن توضيح مثالين لهذا الغرض، فعلى سبيل المثال، فإن هيدروكسيد الحديديك $Fe(OH)_3$ محاط بشحنات موجبة Fe^{3+} لكن هذه الشحنات متعادلة بشحنات سالبة Cl^- من وسط الانتشار. ومن الجدير بالذكر فإن هذا النوع من الأنظمة يحضر عند خلط محلول كلوريد الحديديك وماء ساخن وبالتالي فإن وسط الانتشار عبارة عن أيونات كلوريد وبروتونات فضلاً عن الماء. وبالمقابل فإن كبريتيد الزرنيخ $As_2 S_3$ محاط بشحنات سالبة S^{2-} والتي تتعادل بشحنات موجبة H^+ (الشكل ١-٧). كذلك فإن مواد السليلوز عندما تبتل بالماء فإنها تكتسب شحنات سالبة بسبب تجمع أيونات الهيدروكسيل OH^- على سطوح دقائق السليلوز. ومما يجدر ذكره فإن الشحنات الموجودة على الدقائق الغروانية إنما تتأتى من التجمع السطحي للأيونات الحرة من وسط الانتشار أو من تأين التجمعات الجزيئية المكونة للدقيقة الغروانية. إن ذلك يعني وجود نوع من التفضيل فيما يخص وجود الشحنات على الدقائق الغروانية. ويمكن إثبات وجود الشحنات الكهربائية التي تحملها الدقائق الغروانية وتحديد نوعيتها عند إمرار تيار كهربائي حيث تتحرك الدقائق الغروانية إلى أحد القطبين، فتتحرك الدقيقة الغروانية الموجبة الشحنة إلى القطب السالب وبالعكس فإن الدقيقة الغروانية السالبة الشحنة تتحرك إلى القطب الموجب هذا مايسمى بالفصل بالتيار الكهربائي أو الهجرة الكهربائية Electrophoresis. وتعد الحركة البروانية ووجود الطبقة الكهربائية المزدوجة من الأسباب الرئيسية لثبوت المحلول الغرواني.

٧- الترسيب Precipitation

يمكن ترسيب الدقائق الغروانية باستعمال محاليل ملحية متأينة Electrolytes. وكميات صغيرة من تلك المحاليل قد ترسب كمية كبيرة من الدقائق الغروانية. فعلى سبيل المثال فإن ترسيب الغروانيات الكارهة لوسط الانتشار يمكن أن يتم بإضافة محلول ملحي لمعادلة الشحنات. كما يمكن إضافة نظام غرواني كاره لوسط الانتشار آخر لإتمام الترسيب وهذا مايسمى بالترسيب المتبادل Mutual precipitation. غير أنه قد يحدث

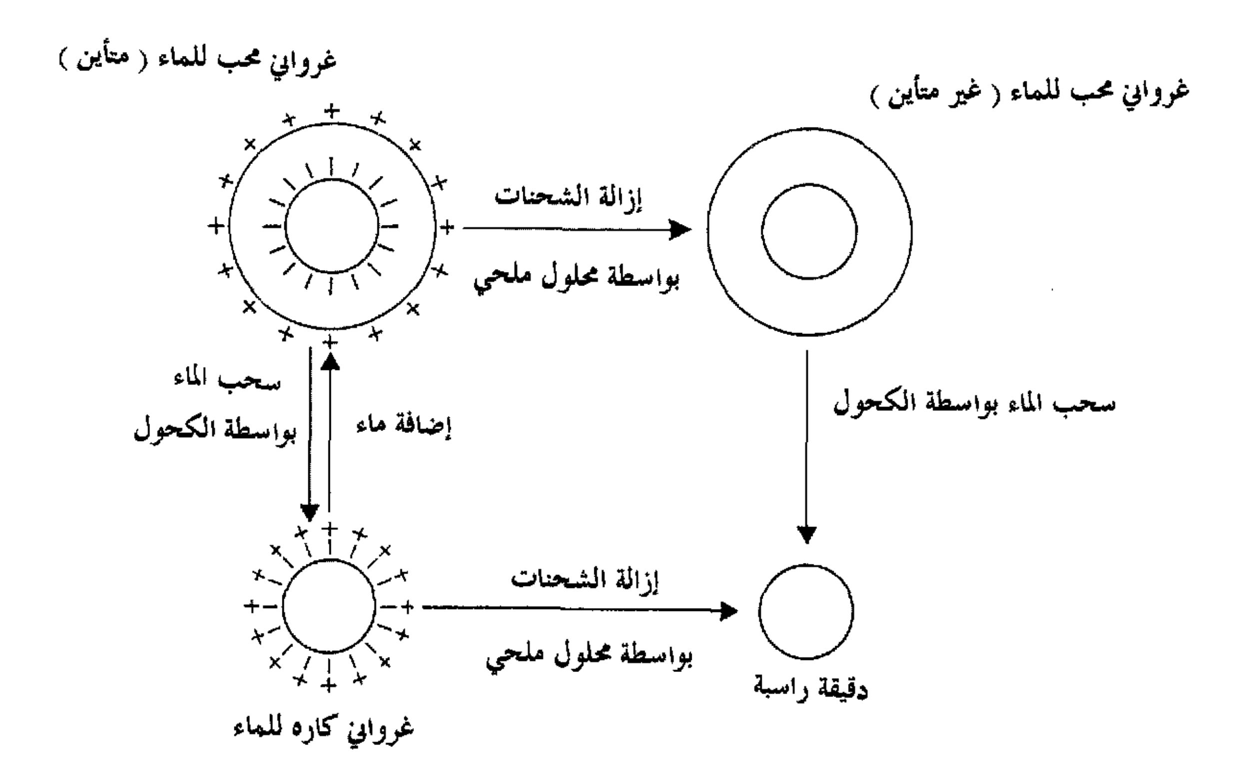
العكس بإضافة غروانيات محبة لوسط الانتشار إلى غروانيات كارهة لوسط الانتشار حيث يصبح لأحدهم تأثير واقٍ للآخر Protective effect.



شكل (١-٧)

مخطط يوضح الطبقة الكهربائية المزدوجة في الغروانيات

ومن جانب آخر فإن ترسيب الدقائق الغروانية المحبة لوسط الانتشار يكون بإزالة الشحنات والطبقة المائية التي تحيط بتلك الدقائق. فيمكن إضافة محلول ملحي لمعادلة الشحنات وبعد ذلك إضافة عامل مجفف مثل الكحول لإزالة الطبقة المائية. وقد يضاف الكحول أولاً لإزالة الطبقة المائية وإضافة محلول ملحي بعد ذلك لإزالة الشحنات. لكن وجد أنه بإضافة محلول ملحي قوي يمكن أن يزيل الطبقة المائية والشحنات في آن واحد، كما أن الأيونات الموجبة والسالبة تتباين في قدرتها على ترسيب الدقائق الغروانية (الشكل ١-٨)



شكل (١-٨)

ترسيب الدقائق الغروانية

الفصل الثاني

الخلية النباتية
The Plant Cell

الخلية الحية هي أصغر وحدة لبناء ووظيفة الكائن الحي. فالكائن الحي قد يتألف من خلية واحدة أو أكثر، فهناك كائنات وحيدة الخلية وهناك كائنات عديدة الخلايا. كما أن نشاط وحيوية الكائن الحي هي محصلة نشاط وحيوية خلاياه الحية. لذلك ارتبطت وتأكدت العلاقة بين تركيب الخلية ووظيفتها.

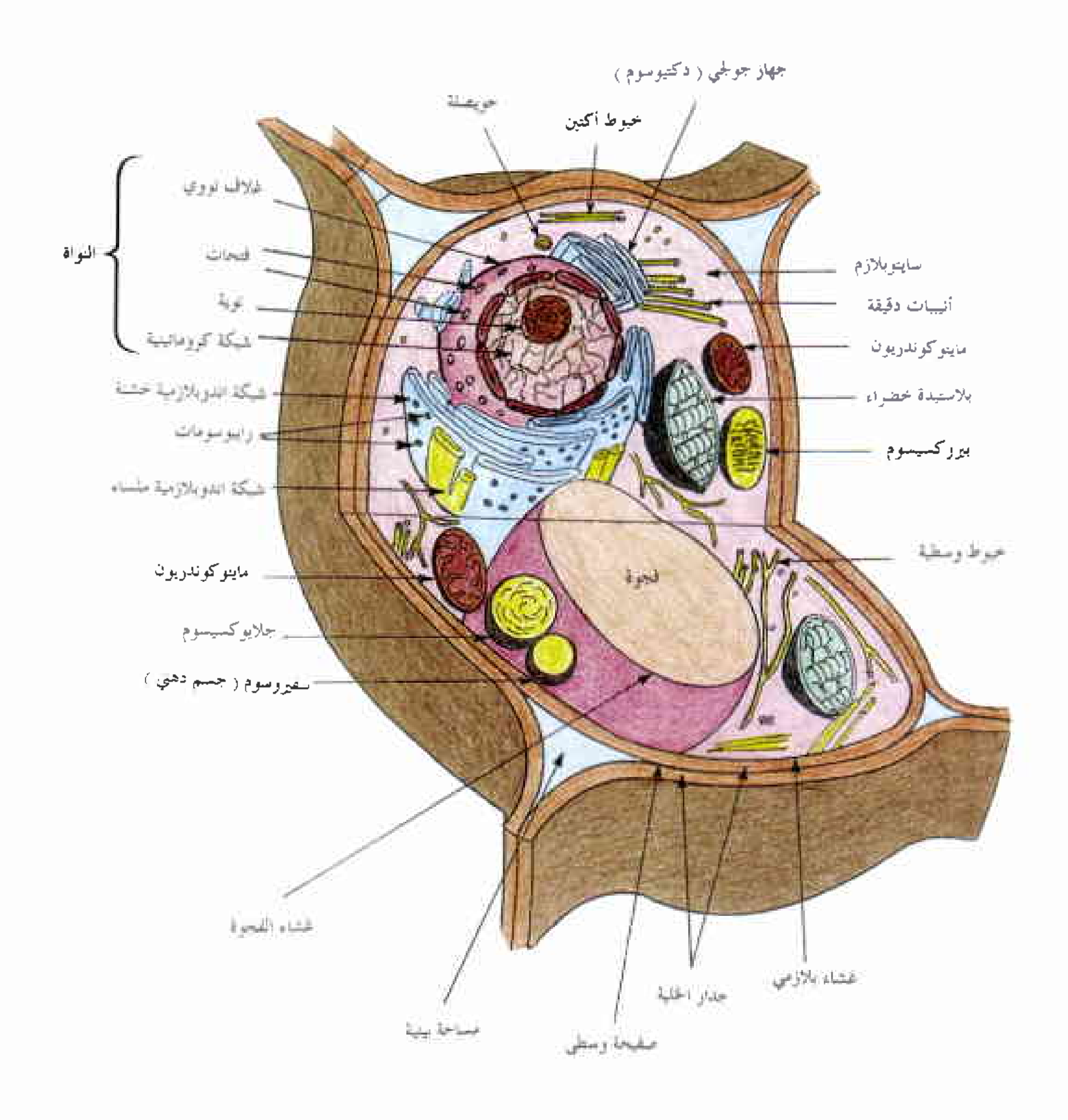
والخلية في حقيقة الأمر عبارة عن مركبات كيميائية تسمى البروتوبلازم Protoplasm (أو المادة الحية) محاط بغشاء بلازمي Plasma membrane، وتحاط الخلية بجدار صلب. الغشاء والبروتوبلازم الذي يحويه يسمى إجمالاً بالبروتوبلاست Protoplast. وبطبيعة الحال فإن البروتوبلازم وكافة المكونات التابعة له إنما تمتلك أدواراً مهمة في حياة الخلية، لكن الغشاء البلازمي على وجه الخصوص ذو أهمية كبيرة كونه يمثل الحد بين عالم الحياة والعالم غير الحي.

وستركِّز المناقشة الآتية على توضيح العضيات الخلوية الرئيسية للخلية النباتية (شكل ٢-١) مع التأكيد على الجوانب الوظيفية المهمة لتلك العضيات.

الأغشية البلازمية Plasma Membranes

النظام الحي نظام غشائي فالسايتوبلازم محاط بغشاء بلازمي (سمكهُ ٧٥ - ١٠٠ أنجستروم)* ، كما تحاط العضيات الخلوية بأغشية مماثلة مثل النواة والفجوات والبلاستيدات والمايتوكوندريا وغيرها، بحيث تجري التفاعلات الحيوية إما على تلك الأغشية وإما بين طياتها. وأهم تلك الأغشية الغشاء البلازمي الذي يحيط سايتوبلازم الخلية وهو يلي الجدار الخلوي. وتوصف تلك الأغشية بأنها ذات نفاذية اختيارية أو تفاضلية Differentially permeable membranes التي يمكنها أن تمرر مواد معينة وتُبعد مواد

* أنجستروم = ١ر. نانومتر = ١٠ $^{-١٠}$ متر



شكل (٢-١)

شكل تخطيطي يوضح الخلية النباتية وأهم عضياتها

أخرى. إن كافة الأغشية البلازمية ذات تنظيم جزيئي أساسـي فهي مؤلفة من طبقة مزدوجة من الدهون الفوسفاتية Phospholipids وبروتينات مطمورة فيها، وثمة سلاسل كربوهيدراتية تمتد خارجياً بينما هناك خيوط سايتوبلازمية تتلاصق مع البروتينات على الجانب السايتوبلازمي من الغشاء البلازمي. ويتباين تركيب الدهون الفوسفاتية وكذلك خصائص البروتينات من غشاء لآخر. كما أن لكل غشاء خصائصه الوظيفية الفريدة التي يمتاز بها دون غيره. وقد وضعت عدة نماذج Models لتوضيح التركيب الجزيئي للأغشية البلازمية، لكن في عام ١٩٧٢ قُدم نموذج من قبل Singer و Nicolson والذي سمي بالنموذج الفسيفسائي المائع Fluid - Mosaic Model وماتلاه من تعديلات في عام ١٩٧٥ من قبل Henderson و Unwin والتي تعد من النماذج الأكثر قبولاً (شكل ٢-٢).

وتقوم الأغشية البلازمية بعدد من الوظائف الحيوية للخلية والكائن الحي:

١- السيطرة على مرور المواد من الخلية وإليها، حيث يوصف الغشاء بأنه ذو نفاذية اختيارية. ومرور المواد قد يكون من خلال الطبقة الدهنية أو عبر قنوات بروتينية أو بوساطة مركب بروتيني ناقل (حامل) Carrier protein. واكتشفت حديثاً فتحات لتسهيل إمرار الماء بآلية التدفق الكتلي. وهذه الفتحات عبارة عن قنوات بروتينية تامة تسمى اكوابورينات Aquaporins.

٢- طرح Exocytosis وإدخال Endocytosis المواد.

٣- إستقبال الإشارات والمحفزات المختلفة حيث تقوم بروتينات خاصة بهذا العمل. تسمى تلك المركبات بروتينات مستقبلة Receptor proteins ولكلٍ منها شكل خاص بمقدوره الارتباط بجزيء خاص دون غيره. وقد فُسِّرَ تأثير بعض هرمونات النمو مثل الأُكسينات من خلال ارتباطها بتلك المركبات ومن ثم إرسال إشارات إلي داخل الخلية للتأثير في الأنشطة الأيضية.

٤- تشخيص المواد والتعرف عليها خارج الخلية حيث تقوم المركبات البروتينية - السكرية Glycoproteins بهذا الدور. ويتضح دور هذه المركبات في الإنسان وخصوصاً أثناء نقل الأعضاء حيث أن لكل شخص بروتينات سكرية خاصة. تقوم خلايا الدم المسؤولة عن المناعة بمهاجمة الخلايا الغريبة من خلال تشخيص البروتينات السكرية في تلك الخلايا.

٥- لها دور في المسارات الحيوية وذلك لوجود الإنزيمات المختلفة والتي تؤدي دوراً بهذا المجال.

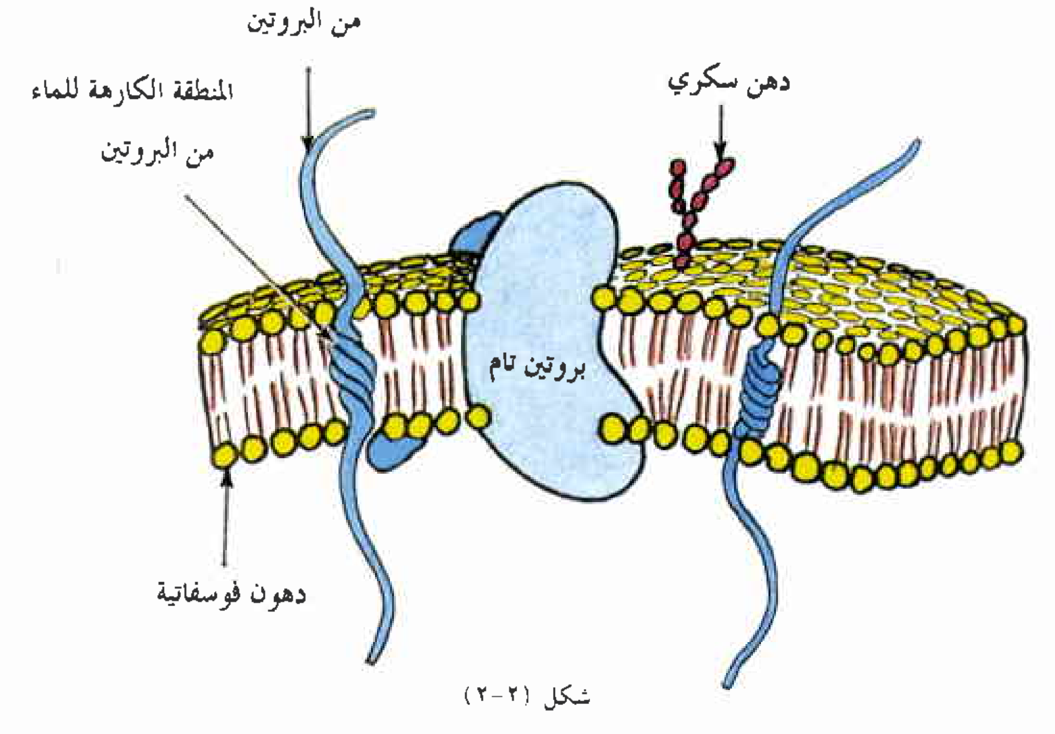
٦- ربط الخلايا مع بعضها البعض من خلال بروتينات الغشاء والتي تتصل بالهيكل السايتوبلازمي للخلية.

٧- الدهون السكرية Glycolipids في الأغشية تؤدي وظيفة منع أو إمرار المواد عبر

الغشاء.

السايتوبلازم Cytoplasm

وهو المادة الأساسية للبروتوبلازم وبداخله توجد كافة المكونات والعضيات الخلوية (شكل ٢-١). والسايتوبلازم نظام غرواني معقد التركيب مائع القوام أكثر لزوجة من الماء ويحوي على ٨٠ - ٩٠٪ ماء، ولكن هذه الكمية من الماء قد تنخفض في البذور. ويعد السايتوبلازم نظام غرواني محب للماء Hydrophilic sol. وفي بادئ الأمر كان مصطلح السايتوبلازم يشير إلى محتويات الخلية الموجودة بين النواة والغشاء البلازمي، لكن باكتشاف العضيات الخلوية التي تكون عادة مفصولة عن السايتوبلازم بأغشية بلازمية فإن ماتبقى من السايتوبلازم، والذي يوصف بأنه الجزء المائع وغير المشمول بأي من العضيات، يدعى بالسايتوسول Cytosol. يحوي السايتوسول كميات كبيرة من البروتين وذائبات أخرى غالباً ماتوصف بخصائص الجل الفيزيائية Physical properties of a gel. ويوجد في سايتوسول الخلايا حقيقية النواة شبكة منظمة من الخيوط البروتينية تعرف بالهيكل السايتوبلازمي Cytoskeleton. وقد وجد أن هذا الهيكل يحوي ثلاثة أنواع من وحدات بروتينية:



شكل (٢-٢)

النموذج العام لتركيب الأغشية البلازمية

(١) الأنيبيبات الدقيقة Microtubules وقطر كل منها ٢٥ نانومتر، (٢) خيوط

الأكتين Actin filaments وقطر كل منها ٧ نانومتر و (٣) الخيوط الوسطية Intermediate filaments وقطر كل منها يتراوح بين ٨ - ١١ نانومتر. ويقوم الهيكل السايتوبلازمي بدور في المحافظة على شكل الخلية وحركتها وتغيير شكلها (شكل ٢-٣). تقوم الأنيبيبات الدقيقة بتشكيل المغزل خلال عملية الانقسام الفتيلي (المايتوزي) والتي تؤدي دوراً في حركة الكروموسومات، هذا فضلاً عن تحديد وجهة وموقع الجدار الخلوي الجديد بين الخلايا البنوية وإضافة السليلوز إلى ذلك الجدار. أما الخيوط الأخرى فإنها تتحكم باتجاه التيار السايتوبلازمي Cytoplasmic streaming حيث تسيل المكونات السايتوبلازمية حول الخلية. ومن الجدير بالذكر فإن نمو أنابيب اللقاح يمكن أن يُفسر من خلال حركة خيوط الأكتين والخيوط الوسطية. ويمكن لتلك الخيوط أن تؤدي دوراً في دفع النواة الذكرية باتجاه البيضة لإنجاز عملية الإخصاب.

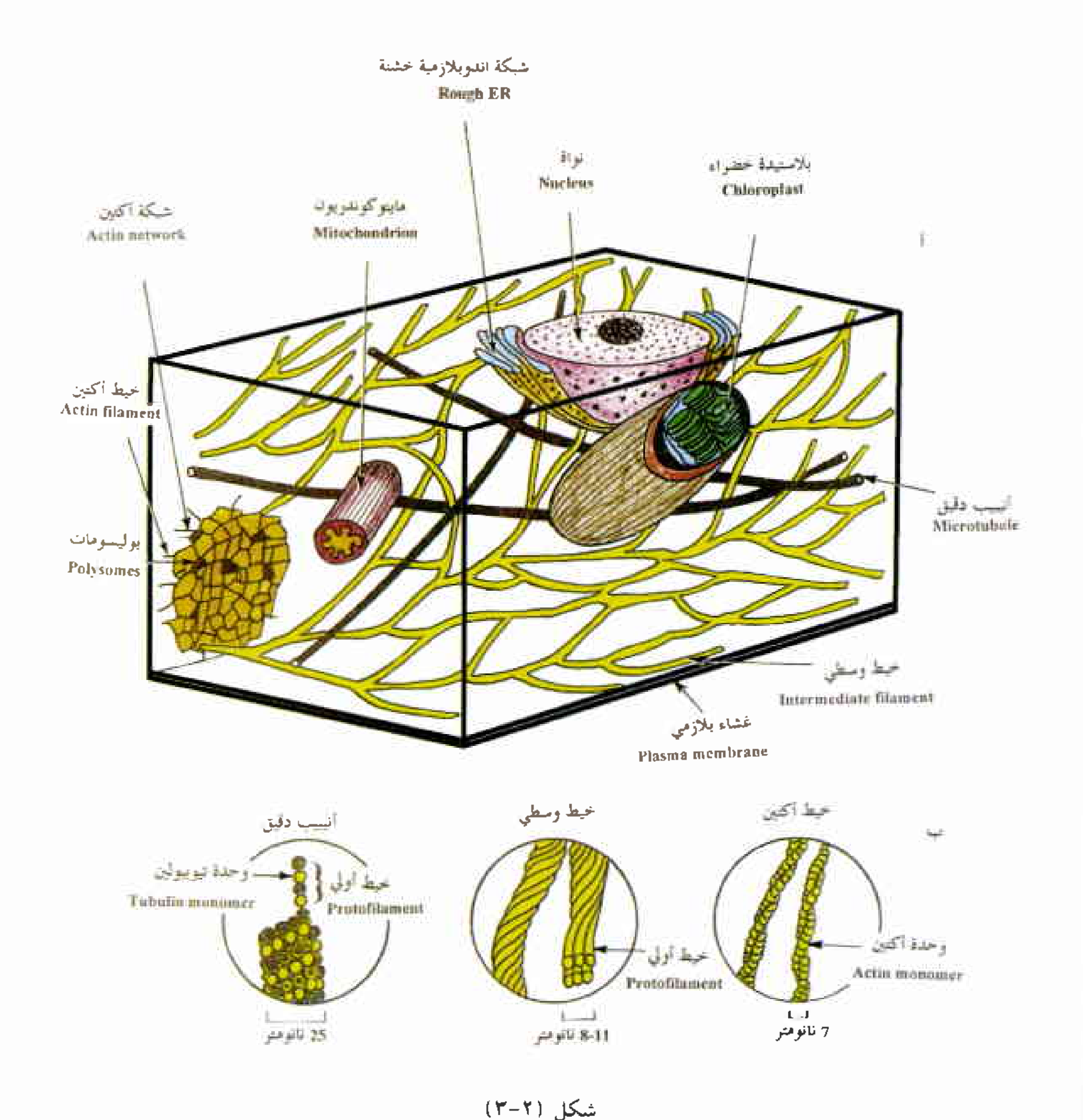
أما الأفعال الحيوية التي تجري في السايتوبلازم بشكل عام فمن أبرزها مايلي:

١- تفاعلات التحلل السكري Glycolysis
٢- تكوين مركبات كربوهيدراتية مهمة مثل السكروز Sucrose
٣- بناء البروتين Protein synthesis
٤- تكوين وبناء الأحماض الدهنية Fatty acid synthesis
٥- تفاعلات تنفسية مثل مسار فوسفات السكر الخماسي Pentose phosphate pathway (أو تحويلة أحادي فوسفات السكر السداسي Hexose monophosphate shunt). ويعد هذا المسار غير رئيسي لهدم جزيئات السكر في عملية التنفس.

الفجوات Vacuoles

من المميزات البارزة للخلية النباتية مكتملة النمو هو وجود فجوة مركزية كبيرة حيث يمكن أن تشغل نحو ٨٠ - ٩٠٪ من حجم الخلية. تحاط الفجوة بغشاء بلازمي يسمى غشاء الفجوة Vacuolar membrane (أو Tonoplast) (شكل ٢-١). تحوي الفجوة على مواد متباينة من أيونات لاعضوية وأحماض عضوية وسكريات وإنزيمات ونواتج أيضية ثانوية مثل صبغات الأنثوسيانين وغيرها. وأن وجود هذه الذائبات في الفجوات إنما يوحي بأنها مخزن للمواد الناتجة من الأيض والتي تتخلص منها الخلية وذلك بإبعادها إلى المناطق غير الحيوية أو أنها ذات أهمية كبيرة في حفظ التوازن المائي للخلية والتي تؤدي دوراً مهماً في عملية الامتلاء الخلوي Turgidity. والخلايا النشطة الغضة تحوي عادة عدداً من الفجوات الصغيرة والتي لاتلبث أن تتحد وتتلاصق وتتسع لتشكيل فجوة كبيرة واحدة عندما تصل الخلية مرحلة اكتمال النمو. وقد أُعتبرت عضي هاضم

يشبه اللايسوسوم حيث تلتحم العضيات القديمة والمعطلة مع غشاء الفجوة وتُنقل إلى الداخل لهضمها وتحويلها إلى مواد بسيطة.



شكل (٢-٣)

الهيكل السايتوبلازمي والوحدات البروتينية التي تشكل هذا الهيكل

(أ) شكل تخطيطي عام للخلية (ب) الوحدات البروتينية وأبعادها

(Mader , 1998)

النواة Nucleus

وهي الجزء الأكثر بروزاً وأهمية في الخلية الحية، وهي مركز معلومات الخلية حيث أنها تحوي المادة الوراثية الخلوية ـ الحامض النووي الرايبوزي منقوص الأكسجين د ن أ (DNA) ـ والتي تسيطر على كافة الفعاليات الحيوية. وكما هو معروف فإن DNA مؤلف من المورثات (الجينات) التي تقوم بتشفير Encode معلومات بناء RNA. ويقوم الحامض النووي الرايبوزي ر ن أ (RNA) بتوجيه عملية بناء بروتين خاص. وخلال عملية الانقسام الخلوي فإن مادة DNA تصبح مركزة كي تعطي تراكيب قصيرة خيطية تدعى الصبغيات (الكروموسومات Chromosomes). وتتركب النواة الحقيقية من أربعة مكونات:

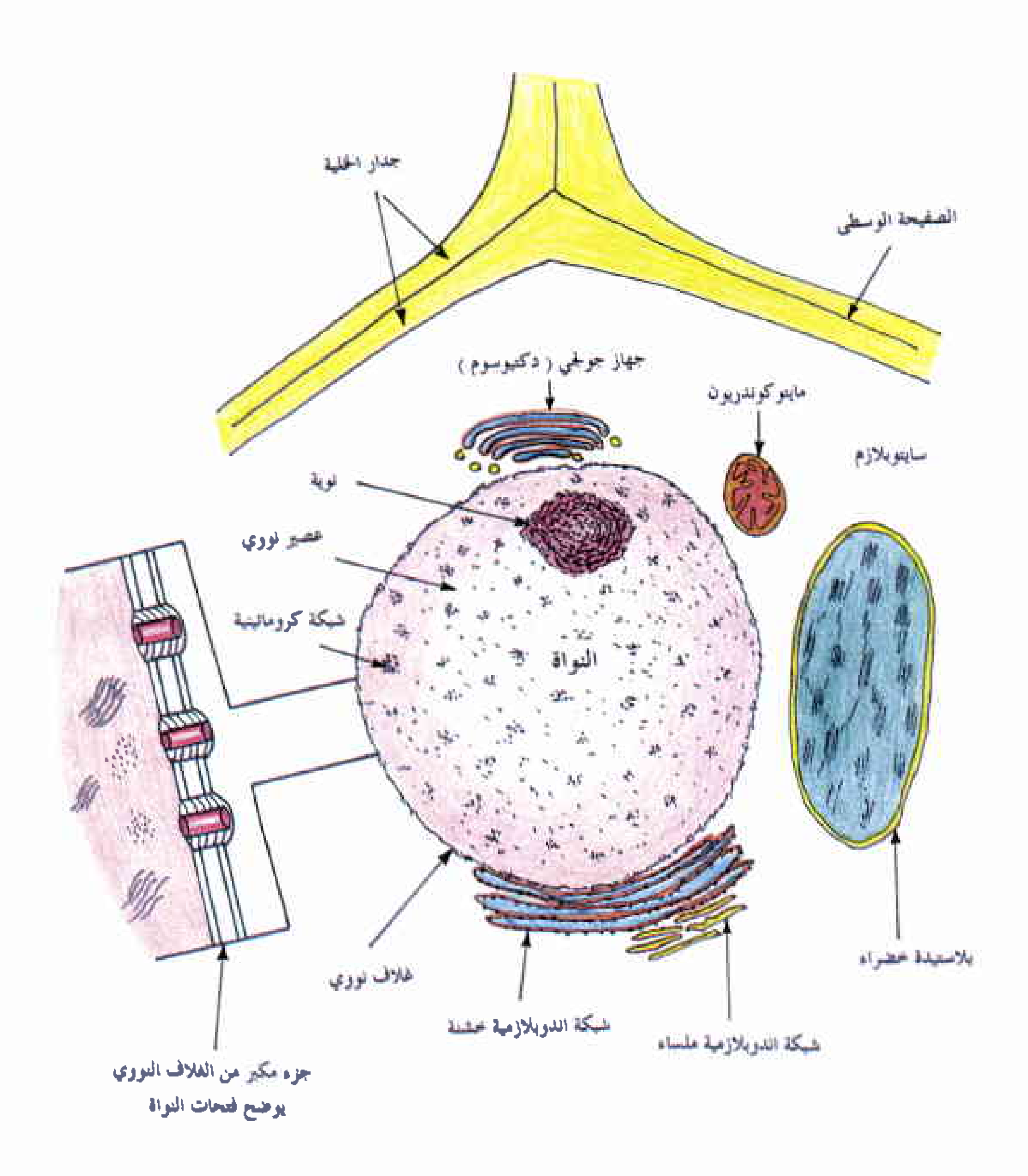
١- الغلاف النووي Nuclear envelope
٢- العصير النووي Nuclear sap أو البلازم النووي Nucleoplasm
٣- الشبكة الكروماتينية Chromatic reticulum
٤- النوية Nucleolus

(شكل ٢-٤).

ومعظم الأنوية الحقيقية يتراوح قطرها من ٧ - ١٠ مايكرومتر وقد يقل أو يزيد عن ذلك المعدل في الكائنات الأخرى. والغلاف النووي عبارة عن غشاء مزدوج من الأغشية البلازمية يحوي على ثقوب Pores (شكل ٢-٤) تقوم بإيصال المعلومات من النواة إلى السايتوبلازم. والعصير النووي هو المادة الأساسية لبناء الأحماض النووية خلال عمليات النسخ أوالاستنساخ Transcription والتكرار أو التضاعف Replication. أما الشبكة الكروماتينية فهي مادة الوراثة بعينها التي تتألف من الحامض DNA وبروتين والتي تبدو حبيبية لكن طبيعتها الخيطية تتضح بشكل بارز أثناء عملية الانقسام الخلوي حيث تُشكل مايسمى بالصبغيات (الكروموسومات Chromosomes). ويمكن ملاحظة منطقة أو أكثر في النواة تكون مركزة غير مفصولة عن بقية أجزاء النواة بغشاء وتضطلع بمهمة إنتاج الحامض النووي الرايبوزي الرايبوسومي r-RNA وتسمى هذه المنطقة بالنوية.

الشبكة الإندوبلازمية Endoplasmic Reticulum

وهي شبكة من أنابيب وحويصلات وأكياس دقيقة يصل قطرها إلى ٣٠٠ - ٤٠٠ أنجستروم وسمكها ٥٠ - ٦٠ أنجستروم. وتعمل هذه الأغشية على زيادة سطح الخلية من الداخل لتسهيل التفاعلات الحيوية المختلفة. وهي في حقيقتها شبكة واسعة تغطي أكثر من نصف النظام الغشائي في العديد من خلايا حقيقية النواة. وتتصل الشبكة



شكل (٢-٤)

شكل تخطيطي يوضح النواة ومكوناتها

(المخطط في الجانب الأيسر يوضح الغلاف النووي بعد التكبير حيث يمكن ملاحظة الفتحات في الغلاف النووي)

الإندوبلازمية بالنواة من جهة ومع الخلية الحية المجاورة عبر الخيوط البلازمية Plasmodesmata. وتشكل الشبكة الإندوبلازمية في المقطع العرضي غشاء مزدوج يضم تجويف Lumen، ويمكن للمرء أن يتصور أن الشبكة الإندوبلازمية بما تمتاز به من شبكة من أنيبيات غشائية وأكياس مسطحة (سسترنات Cisternae) إنما تقوم بفصل التجويف الداخلي إلى مخادع. هناك نوعان من الشبكة الإندوبلازمية.

١- الشبكة الإندوبلازمية الخشنة Rough endoplasmic reticulum
٢- الشبكة الإندوبلازمية الملساء Smooth endoplasmic reticulum

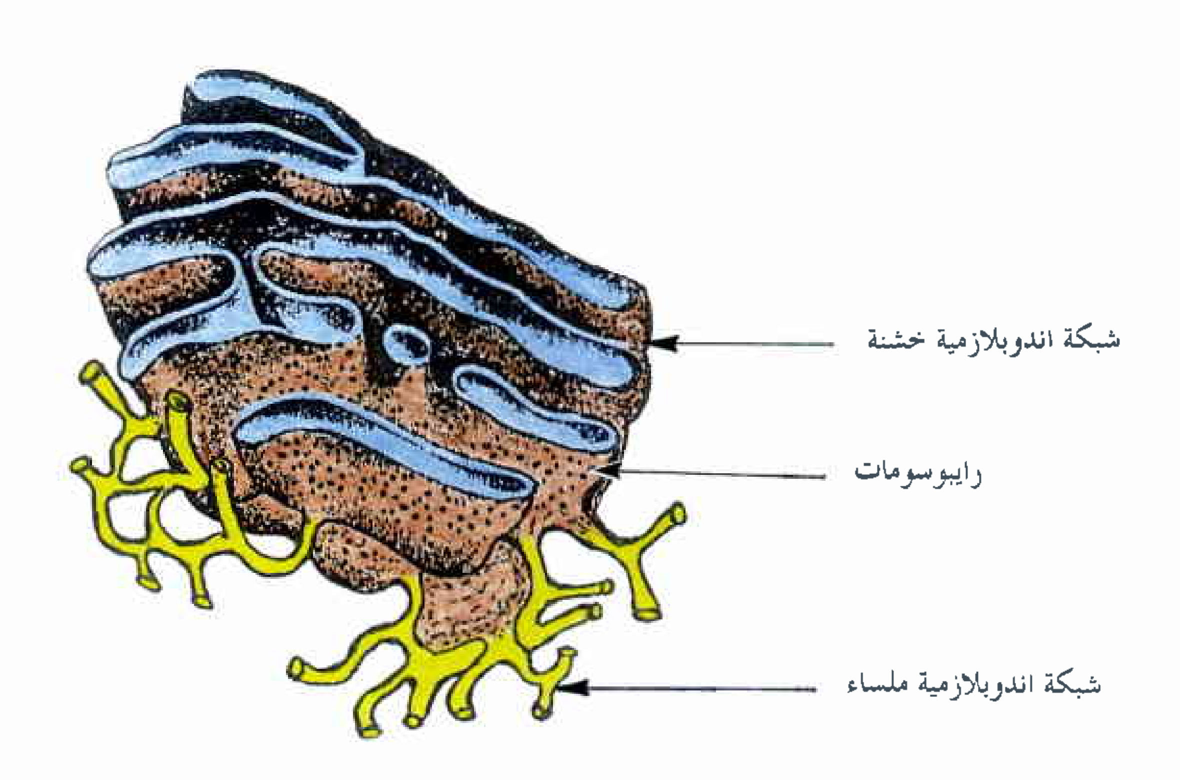
وسميت بالشبكة الخشنة لوجود الرايبوسومات على السطح الخارجي، وسميت الشبكة الأخرى بالملساء لأنها لاتحوي على الرايبوسومات (شكل ٢-٥). ومن الجدير بالملاحظة أن معظم الرايبوسومات تتواجد على سطح الشبكة الإندوبلازمية المواجه للسايتوسول. تقوم الشبكة الإندوبلازمية الخشنة بعدد من الوظائف أهمها بناء بروتين الأغشية وبالتالي المساهمة في تكوين الغلاف النووي (بعد انتهاء عملية الانقسام الخلوي) والأغشية البلازمية الأخرى، كما قد تساهم في بناء مكونات الجدار الخلوي. تساهم الشبكة الإندوبلازمية الخشنة أيضاً ببناء البروتينات التي ستفرز خارج الخلية أو إلى الفجوات. أما الشبكة الإندوبلازمية الملساء فإنها تؤدي دوراً مهماً في بناء الدهون وأيض الكربوهيدرات، فضلاً عن إزالة سمية الأدوية والسموم الأخرى وضخ أيونات الكالسيوم من السايتوسول إلى فراغ السسترنات (كما في الخلايا الحيوانية).

جهاز جولجي Golgi Apparatus

وسُميَ كذلك نسبة إلى مكتشفه Golgi عام ١٨٩٨، ويُطلق عليه اسم الدكتيوسومات Dictyosomes في خلايا النبات. ويتكون جهاز جولجي من مجموعة أكياس غشائية مسطحة مرصوصة فوق بعضها البعض يتراوح عددها من ٣ - ٢٠ والتي تسمى سسترنات Cisternae إضافة إلى شبكة من أنيبيات غير منتظمة تعرف بالحويصلات Vesicles (شكل ٢-٦). يبلغ قطر جهاز جولجي ١-٣ مايكرومتر* تحوي بداخلها مركبات عديدة من بروتينات وكربوهيدرات. وتتكون السسترنات من غشاء يشبه في تركيبه الشبكة الإندوبلازمية والذي يكون بسمك ٤٠ - ٥٠ أنجستروم، أما سمك الفراغ

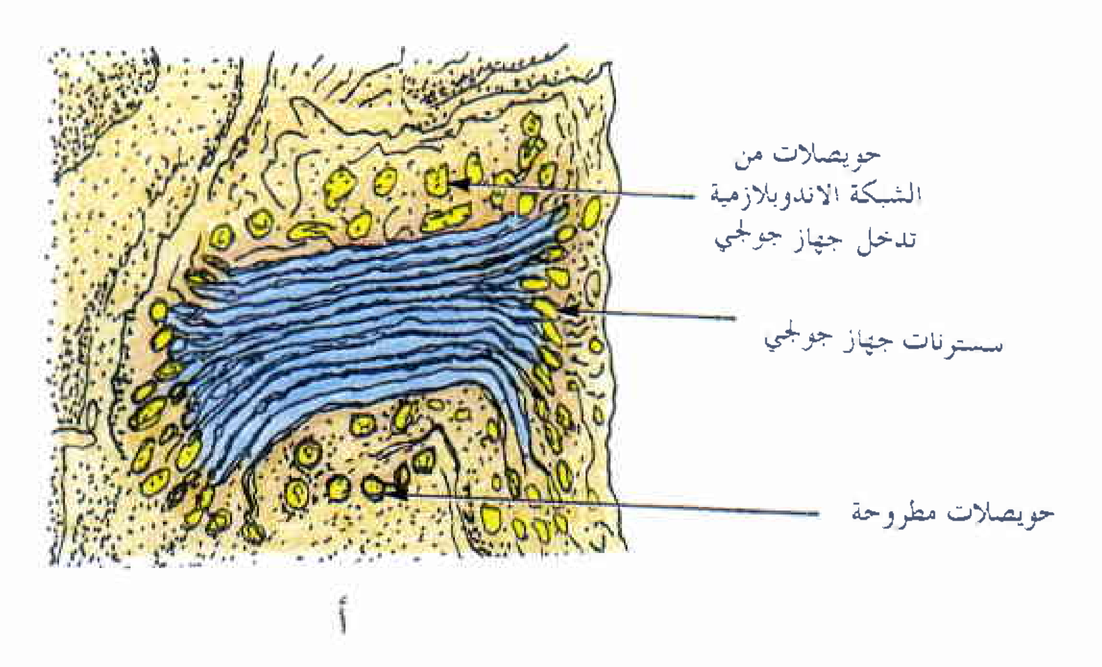
* مايكرومتر = $١٠^{-٦}$ متر.

فيتراوح بين ٦٠ - ١٠٠ أنجستروم. ويقوم جهاز جولجي باستقبال وعمل الجزيئات التي لابد من نقلها حول الخلية وبالتالي فإنه يقوم بترتيب وخزن وتوزيع الجزيئات. كما يقوم جهاز جولجي بإنتاج حويصلات تحوي المواد الإفرازية. ويؤدي جهاز جولجي دوراً مهماً في تشكيل الغشاء البلازمي والصفيحة الخلوية في نهاية عملية الانقسام الخلوي، أو أنه يشكل حويصلات والتي تحوي إنزيمات هاضمة لتحليل مواد معينة في الخلية، أو يمكن أن تُفرز مواد تلك الحويصلات خارج الخلية عن طريق الغشاء البلازمي. وقد لوحظ جهاز جولجي في الأنسجة التي تضطلع بمهمة الإفراز مثل قلنسوة الجذر Root cap وأسطح أوراق نبات دروسيرا Drosera وأنابيب اللقاح.

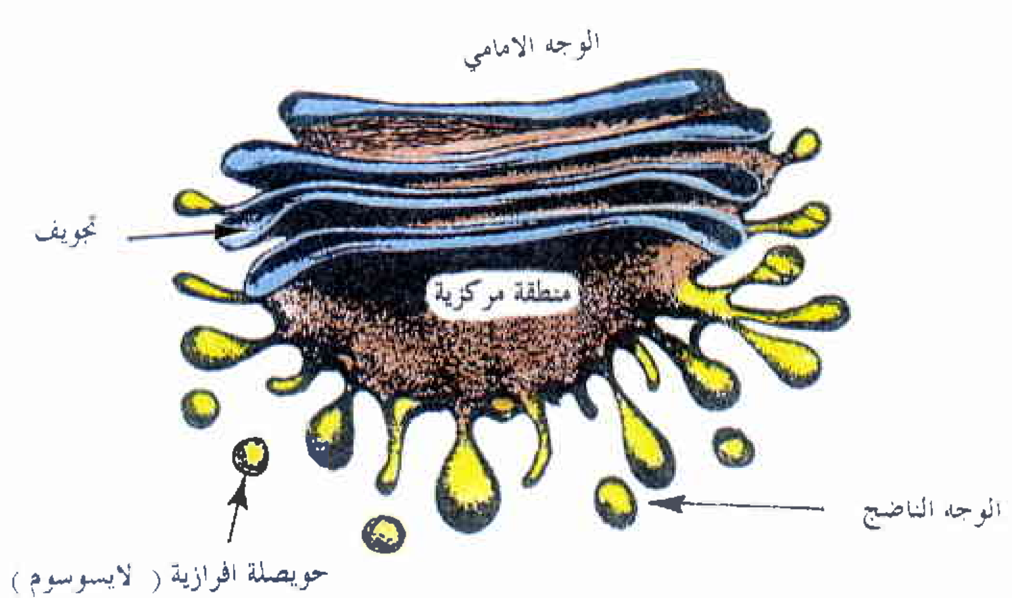


شكل (٢-٥)

شكل تخطيطي يوضح الشبكة الإندوبلازمية الخشنة والملساء مع ملاحظة الرايبوسومات على الشبكة الإندوبلازمية الخشنة



أ



ب

شكل (٢-٦)

(أ) جهاز جولجي كما يبدو تحت المجهر الالكتروني

(ب) شكل تخطيطي يوضح جهاز جولجي

(Mader, 1998; Taiz and Zeiger, 1998)

البلاستيدات Plastids

وهي جسيمات بروتوبلازمية توجد في النباتات الخضر والطحالب وتنعدم في البكتريا والفطريات، لكن في البكتريا الزرقاء وبعض البكتريا الحقيقية توجد صبغات منتشرة في السايتوبلازم أو في أغشية ثايلاكويد Thylakoid membranes. يبلغ قطر البلاستيدات من ٤ - ٦ مايكرومتر وطولها من ٥ - ١٠ مايكرومتر.

تقسم البلاستيدات إلى عدة أنواع حسب وظيفتها:

١- البلاستيدات عديمة اللون Leucoplasts

وهي التي تقوم بتحولات كيموحيوية مثل تحول السكر إلى نشا (بلاستيدات النشا Amyloplasts).

٢- البلاستيدات الأولية Proplastids

وهي البلاستيدات الحاوية على أغشية داخلية قليلة وبدون كلوروفيل وأنظمة إنزيمية غير كاملة وبالتالي فإنها لا تقوم بعملية البناء الضوئي. توجد هذه البلاستيدات في الأنسجة الإنشائية (المرستيمية) فضلاً عن البادرات النامية في الظلام. تتحول البلاستيدات الأولية في الظلام إلى البلاستيدات الشاحبة Etioplasts التي تمتاز باحتوائها على أجسام صفائحية أولية Prolamellar bodies. وتحوي هذه البلاستيدات كلوروفيل أولي Protochlorophyll وهو بمثابة صبغة بادئة ذات لون أخضر - مصفر شاحب. تتحول البلاستيدات الشاحبة إلى خضراء بعد فترة وجيزة من تعرضها للضوء حيث تعاني من تغيرات تركيبية وكيموحيوية.

٣- البلاستيدات الملونة Chromoplasts

وهي غير محددة الوظيفة ذات ألوان مختلفة يتوقف لونها على نسبة صبغات الكاروتين والزانثوفيل. كما أنها ذات أشكال مختلفة فمنها القرصي والكروي والعصوي والشريطي والخيطي والحلزوني والمضلع والبلوري ... إلخ.

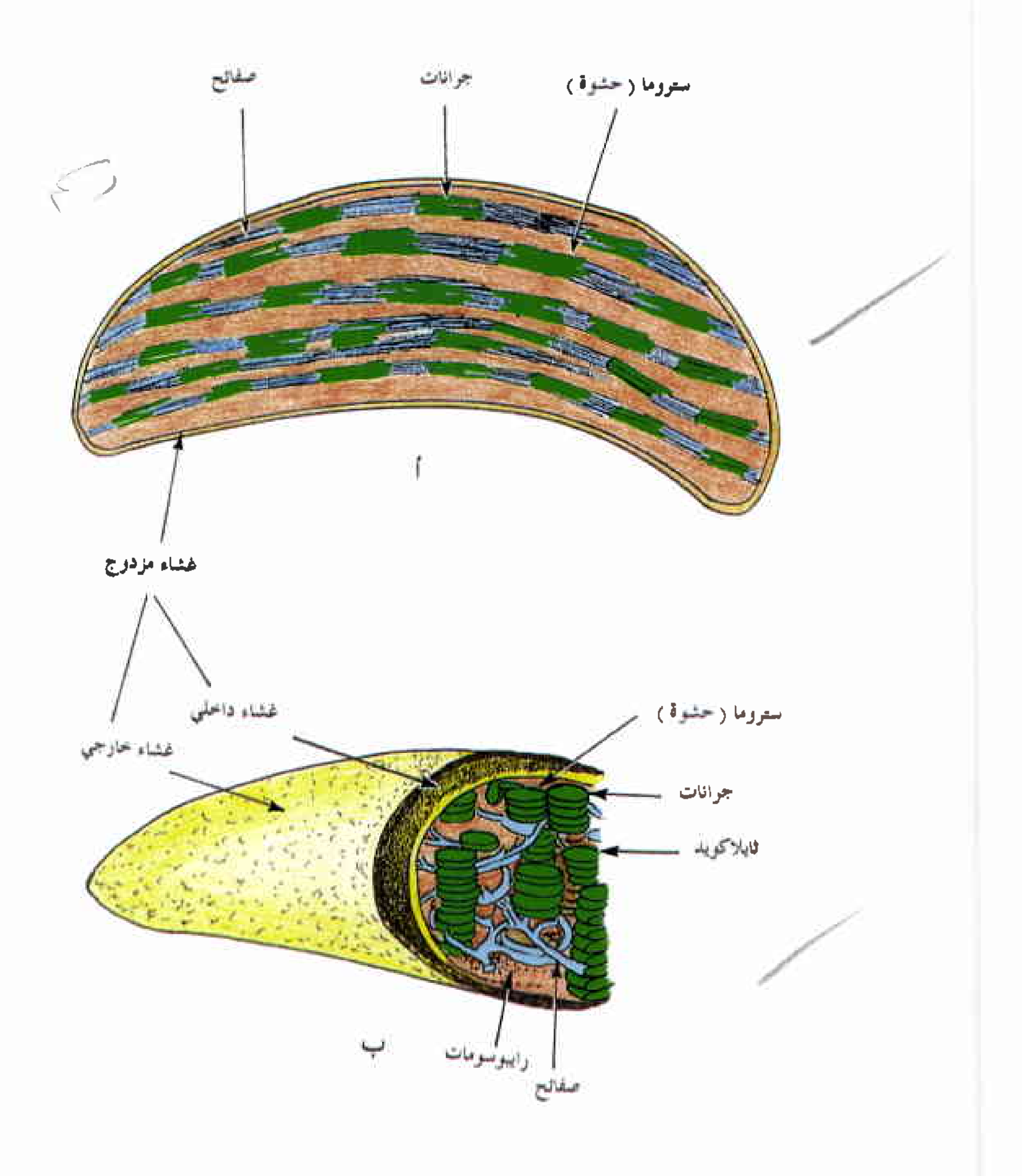
٤- البلاستيدات الخضر Chloroplasts

وهي تراكيب بروتوبلازمية مهمة في حياة الكائنات النباتية حيث تجري بداخلها عملية البناء الضوئي، فضلاً عن عمليات حيوية مهمة أخرى على سبيل المثال اختزال النترات وبناء هرمونات النبات مثل الجبريلينات وحامض الإبسيسيك وغيرها. يوضح التركيب الدقيق للبلاستيدة الخضراء أنها محاطة بغلاف غشائي بلازمي مزدوج وهناك نظام غشائي ثالث منظم بشكل أكياس مفلطحة تسمى ثايلاكويدات Thylakoids وهي مرتبة بشكل طبقات تشبه قطع نقدية وكل مجموعة

طبقات تسمى جرانة Granum. وثمة ارتباطات غشائية بين الجرانات Grana تسمى بالصفائح Lamellae. أما السائل الذي يملأ الفراغ حول الجرانات فيسمى حشوة أو ستروما Stroma الذي يحوي على د ن أ DNA ورايبوسومات (شكل ٢-٧). تجري عملية البناء الضوئي في البلاستيدات الخضر على مرحلتين رئيسيتين هما تفاعلات الضوء Light reactions والتي تجري داخل أغشية الثايلاكويد حيث تتكون مرافقات إنزيمية مختزلة بشكل NADPH وجزيئات أدينوسين ثلاثي الفوسفاتATP الغنية بالطاقة فضلاً عن إنتاج الأكسجين. أما المرحلة الثانية من التفاعلات فتسمى بتفاعلات الظلام Dark reactions والتي تجري خلالها عملية تثبيت ثاني أكسيد الكربون وتكوين السكر السداسي فضلاً عن مركبات كربوهيدراتية أخرى ومركبات عضوية متنوعة. وتختلف النباتات بهذا الخصوص لذلك ستكون هناك تغطية شاملة للموضوع عند مناقشة عملية البناء الضوئي (الفصل التاسع).

المايتوكوندريا Mitochondria

وهي جسيمات بروتوبلازمية مبعثرة في السايتوبلازم تؤدي دوراً رئيسياً في تحرير الطاقة للخلية. يبلغ طول المايتوكوندريون ٧ مايكرومتر وقطره ٥ر. - ١ مايكرومتر. وعند دراسة التركيب الدقيق للمايتوكوندريا يتضح أنها محاطة بغلاف غشائي مزدوج مكون من غشاء خارجي وداخلي ذي طيات تسمى ثنيات أوكرستاتCristae والتي تبرز للحشوة Matrix (شكل ٢-٨). وتحوي الحشوة على سائل غرواني الخصائص وإنزيمات و DNA ورايبوسومات وبالتالي فهي تشبه البلاستيدات الخضر باعتمادها، ولو جزئياً، على نفسها في إنتاج الإنزيمات التي تسهل مختلف التفاعلات الحيوية. تجري عملية تحرير الطاقة داخل المايتوكوندريا وذلك من خلال تفاعلات دورة كريبس Krebs cycle ومايعقبها من إنتاج مستقبلات هيدروجين مختزلة بشكل NADH أو $FADH_2$ والتي تدخل في نظام نقل إلكتروني حيث تتحرر الطاقة خلال تلك العملية. وستكون هناك مناقشة مستفيضة حول الموضوع في الفصل العاشر.

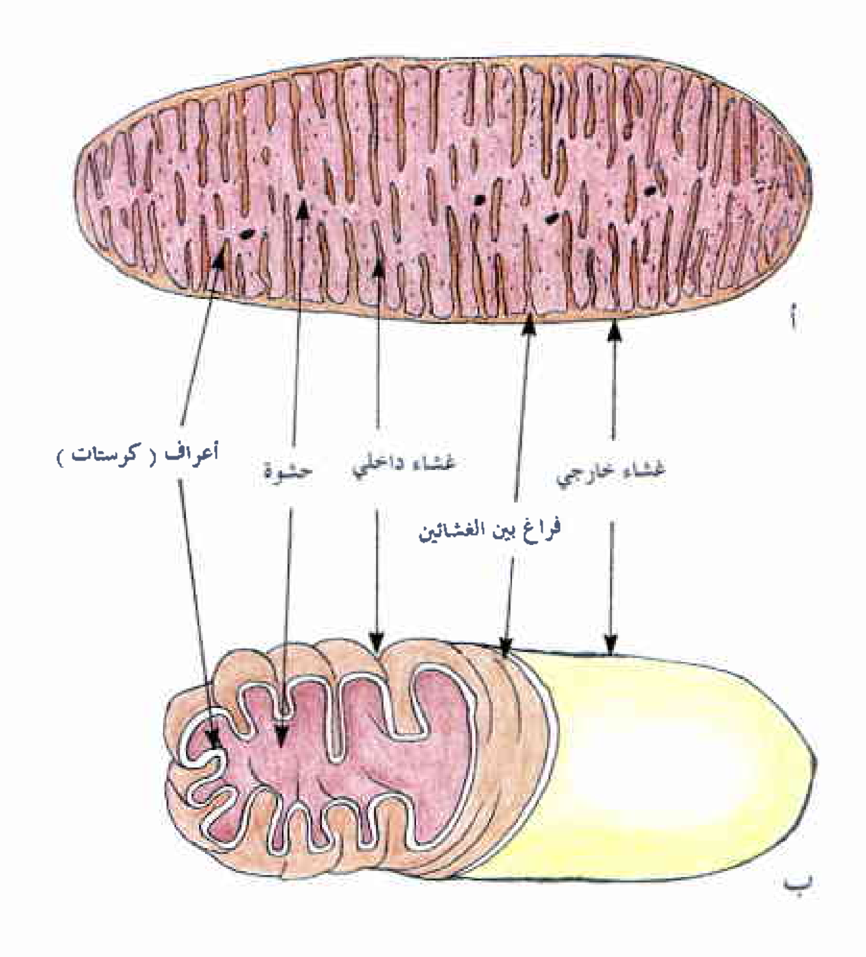


شكل (٢-٧)

البلاستيدة الخضراء

(أ) البلاستيدة الخضراء كما تبدو تحت المجهر الالكتروني

(ب) شكل تخطيطي يوضح التركيب الدقيق للبلاستيدة الخضراء



شكل (٢-٨)

المايتوكوندريون

(أ) المايتوكوندريون كما يبدو تحت المجهر الالكتروني

(ب) شكل تخطيطي يوضح التركيب الدقيق للمايتوكوندريون

الرايبوسومات Ribosomes

وهي جسيمات متناهية في الصغر يتراوح قطرها من ٢٠٠ إلى ٣٠٠ أنجستروم وتوجد في مناطق مختلفة من الخلية، فقد توجد حرة في السايتوبلازم وعلى الشبكة الإندوبلازمية وفي المايتوكوندريا والبلاستيدات الخضر. ولاغرابة في ذلك لأنها تضطلع بمهمة بناء البروتين والذي يوفر للخلية الإنزيمات المسؤولة عن تسهيل كافة التفاعلات الحيوية.

اللايسوسومات Lysosomes

وهي حويصلات محاطة بغشاء منفرد تُنتج من قبل جهاز جولجي تحوي إنزيمات التحلل المائي Hydrolytic enzymes. وفي بعض الأحيان فإن الجزيئات الكبيرة Macromolecules تُجلَبْ إلى الخلية عن طريق تكوين حويصلات من الغشاء البلازمي. ويتحد اللايسوسوم المتكون من جهاز جولجي مع الجزيئات الكبيرة ويقوم بهضمها وتحويلها إلى وحدات صغيرة.

الأجسام الدقيقة Microbodies

وهي عبارة عن حويصلات محاطة بأغشية مفردة وتشبه اللايسوسومات في الحجم لكنها حاوية على إنزيمات خاصة وبالتالي فإنها متخصصة في مسار أيضي معين وهناك نوعان على الأقل من تلك الأجسام:

١- بيروكسيسومات Peroxisomes: وهي عضيات كروية متخصصة لأغراض تفاعلات الأكسدة والتي توجد بشكل ملاصق للمايتوكوندريا والبلاستيدات الخضر (شكل ٢-٩). ومن أهم الإنزيمات الموجودة في هذه العضيات إنزيم كاتاليز Catalase الذي يشكل ٤٠٪ من البروتين الإجمالي للبيروكسيسوم. وتشكل البيروكسيسومات بالاشتراك مع المايتوكوندريا مواقع رئيسية لاستهلاك الأكسجين في الخلية حيث تقوم بتسهيل تكوين بيروكسيد الهيدروجين H_2O_2.

$$H_2 + O_2 \xrightarrow{\text{Oxidase}} H_2O_2$$

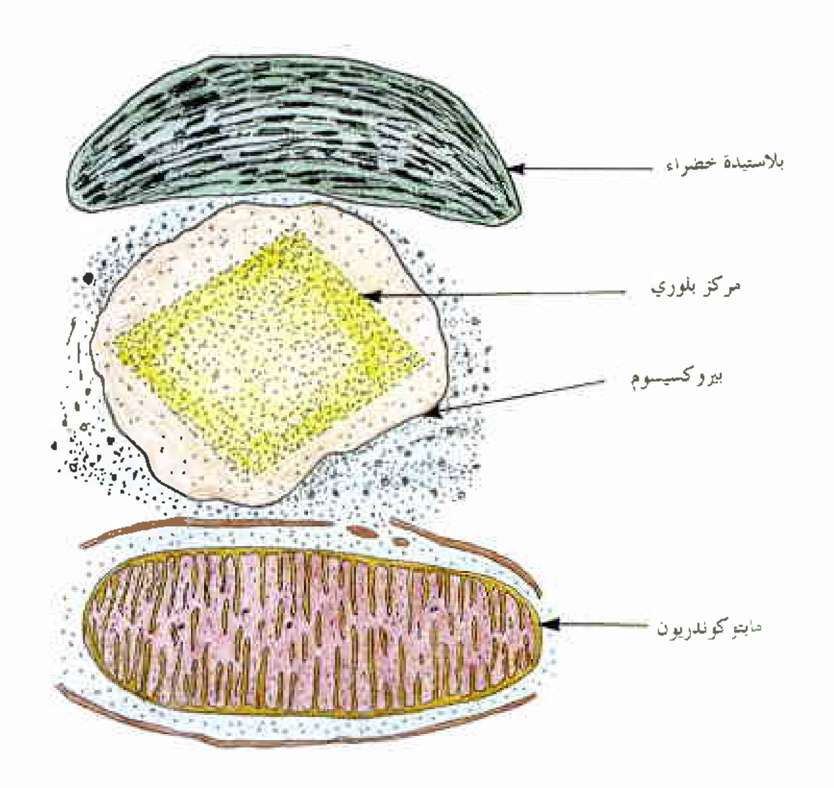
والمركب H_2O_2 سام يقوم إنزيم كاتاليز بتحليله إلى ماء وأكسجين

$$2\,H_2O_2 \xrightarrow{\text{Catalase}} 2\,H_2O + O_2$$

وبالتالي تتم عملية التخلص من سمية H_2O_2. وهذه التفاعلات جزء من تفاعلات التنفس الضوئي Photorespiration. وستكون هناك مناقشة تفصيلية عن هذه العملية في الفصل التاسع.

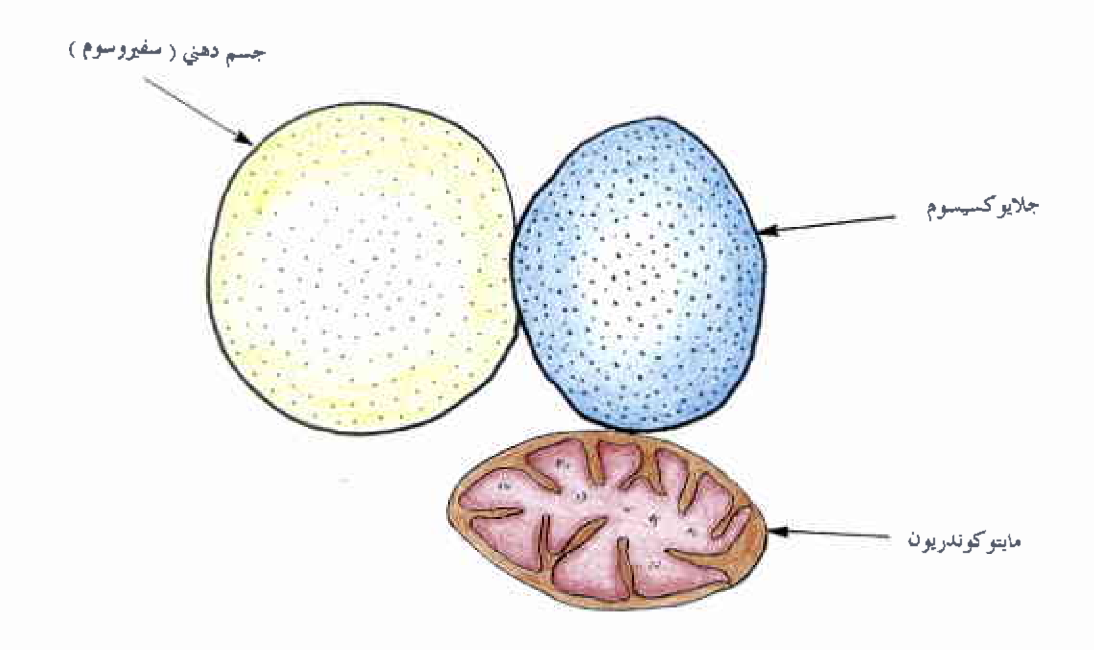
٢- جلايوكسيسومات Glyoxysomes: وهي جسيمات موجودة في الأوراق التي تقوم بعملية البناء الضوئي، كما لوحظت بشكل خاص في البذور الزيتية وبالتالي فإنها

تؤدي دوراً مهماً في استخلاص الطاقة من المواد الزيتية حيث تتحول هذه المواد إلى مواد كربوهيدراتية (شكل ٢-١٠). وتجري عملية تحليل المركبات الدهنية في هذه الجسيمات كما تجري فيها دورة حيوية تسمى دورة جلايوكسليت Glyoxylate cycle. وستكون هناك مناقشة حول الموضوع لاحقاً ضمن الفصل الثالث عشر. وثمة عضيات دقيقة جداً تقوم باختزان الدهون Triacylglycerols في الفلقات أو السويداء (الإندوسبرم Endosperm) والتي تسمى السفيروسومات Spherosomes (أو الاجسام الكروية أو الأجسام الدهنية Oleosomes) والتي سنتناول دورها في الفصل الثالث عشر. وتمتاز هذه الأجسام بوجود طبقة مفردة من الدهون الفوسفاتية حيث تكون الأجزاء المحبة للماء مواجهة للسايتوسول Cytosol بينما السلاسل الكارهة للماء تواجه المركبات الدهنية الموجودة داخل السفيروسومات. كذلك توجد بروتينات عديدة في تلك الطبقة الدهنية الفوسفاتية.



شكل (٢-٩)

شكل تخطيطي يوضح البيروكسيسوم الذي يقع بالقرب من بلاستيدة خضراء، ومايتوكوندريون حيث تجري تفاعلات التنفس الضوئي في النباتات ثلاثية الكربون



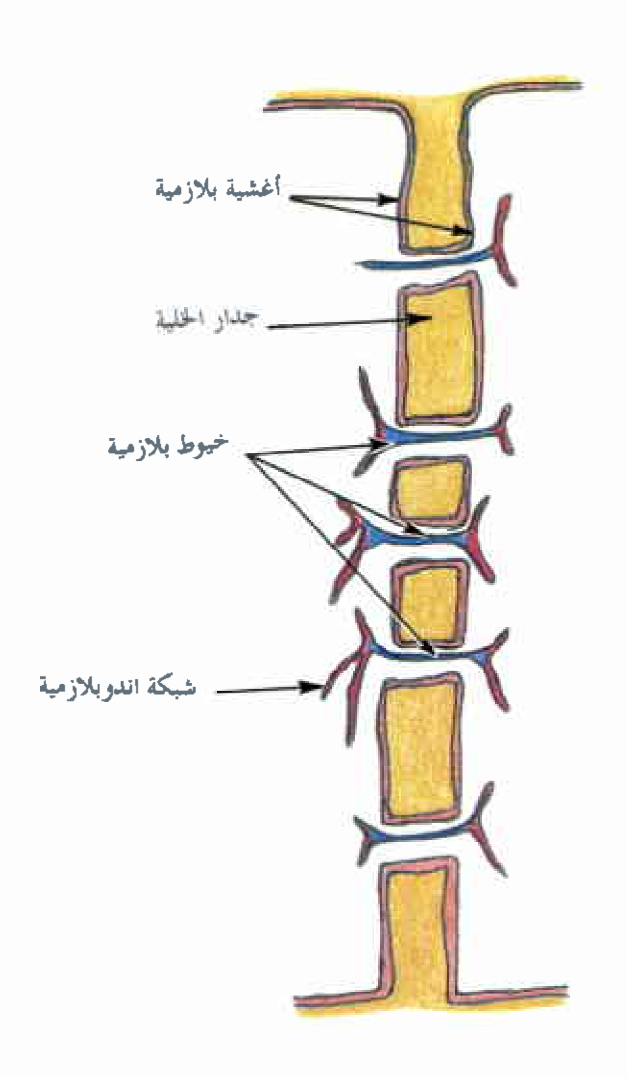
شكل (٢-١٠)

شكل تخطيطي يوضح جلايوكسيسوم بالقرب من جسم دهني (سفيروسوم) ومايتوكوندريون حيث تجري تفاعلات دورة جلايوكسليت وتوليد السكر

الخيوط البلازمية Plasmodesmata

خلال انقسام السايتوبلازم بعد عملية الانقسام الفتيلي (المايتوزي Mitosis) فإن حويصلات جهاز جولجي الحاوية على منشآت الجدار الخلوي تلتحم لتشكل الصفيحة الخلوية. لكن الصفيحة الخلوية غير مستمرة بل هي عبارة عن قطعة متقطعة مثقبة بفتحات عديدة قطرها ٦٠ نانومتر. وأن ترسيب إضافي لمواد الجدار الخلوي إنما يزيد من سمك الجدار لتكوين قناة مبطنة بغشاء تسمى خيط بلازمي Plasmodesma، وعليه فإن الغشاء البلازمي مستمر من خلية إلى أخرى خلال الخيوط البلازمية. وأن هذه الخيوط تؤدي دوراً مهماً في إيصال المواد الحيوية والأيونات من خلية إلى أخرى

وبالتالي فهي الوسيلة الرئيسية لإيصال سايتوبلازم الخلايا مع بعضه البعض لتشكيل نظام السايتوبلازم (النظام الحي Symplast) (شكل ٢-١١).



شكل (٢-١١)

شكل تخطيطي يوضح الخيوط البلازمية المارة عبر الجدر الخلوية

جدار الخلية Cell Wall

تحاط الخلية النباتية بجدار صلب مؤلف من مركبات كربوهيدراتية لتوفير الحماية للخلية. وهذا لايمنع انتشار الماء أو الأيونات من البيئة المحيطة إلى الأغشية

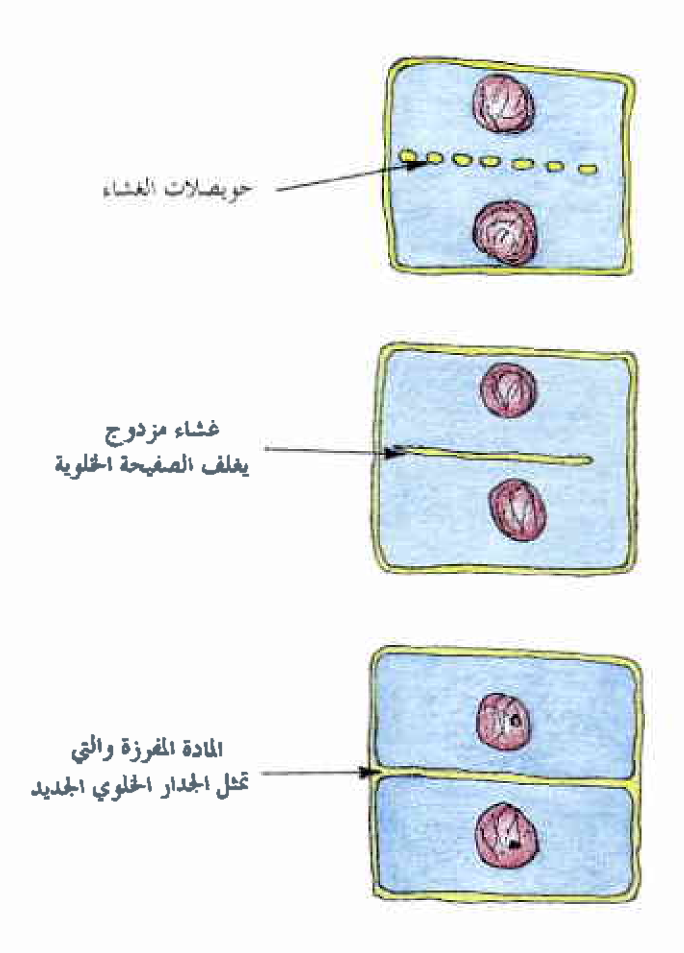
البلازمية والتي تلي الجدار مباشرة وعليه فإن الأغشية البلازمية هي المنظم الحقيقي لنفاذية المواد للخلية. يتكون جدار الخلية بعد حدوث عملية انقسام النواة حيث تجري عملية انقسام السايتوبلازم Cytokinesis. ففي باديء الأمر تتكون الصفيحة الخلوية Cell plate الغنية بالمواد البكتية Pectic substances. وأن عملية تكوين الصفيحة الخلوية هي في حقيقتها عبارة عن عمليتين:

(أ) تجمع حويصلات جهاز جولجي وسسترنات الشبكة الإندوبلازمية في المنطقة الوسطى من المغزل.

(ب) تلتحم أغشية الحويصلات مع بعضها البعض ومع الغشاء البلازمي الجانبي ليكون الغشاء البلازمي الجديد الذي يفصل بين الخلايا المتولدة. وأن محتويات الحويصلات والسسترنات ماهي إلا منشآت والتي تتشكل منها مكونات الصفيحة الوسطى الجديدة والجدار الابتدائي الجديد (شكل ٢-١٢). يتراوح سمك الجدار الخلوي ١-٣ مايكرومتر ويمكن دراسة طبقات جدار الخلية بالشكل الآتي:

أ - الصفيحة الوسطى Middle lamella: وتتركب من مواد بكتينية وسكريات متعددة. ويكون البكتين بشكل بكتات كالسيوم وبكتات مغنيسيوم وهو مادة غروانية محبة للماء. وهذه المادة تكسب الخلايا التماسك التام فضلاً عن أنها تمنح القوة والتغلظ لأركان الخلية. وأن بكتين الصفيحة الوسطى هي المادة اللاصقة للخلايا المتجاورة.

ب - الجدار الابتدائي Primary wall: ويضاف بعد استكمال مواد الصفيحة الوسطى ويشاهد بوضوح في الخلايا الإنشائية (المرستيمية). وعند دراسة مكونات الجدار الابتدائي في نباتات ذوات الفلقتين وجد أنه يتألف من ٢٥ - ٣٠٪ سليلوز و ١٥ - ٢٥٪ أشباه سليلوز (هيميسليلوز) و ٣٥٪ بكتين و ٥ - ١٠٪ بروتين (على أساس الوزن الجاف). إن وجود مركبات بروتينية وبشكل خاص الأحماض الأمينية برولين Proline وهيدروكسي برولين Hydroxyproline إنما تدعم بعض الآراء التي تؤكد حيوية الجدار الخلوي. يتألف الجدار الابتدائي من طور ليفي دقيق بلوري مطمور في وسط غير متبلور. وذلك يُفسر القوة الواضحة للجدار الابتدائي فضلاً عن قابليته للنمو حيث يوصف الجدار الابتدائي بأنه قابل للتمدد. ويمكن ملاحظة ذلك في الخلايا النامية بما تمتاز به



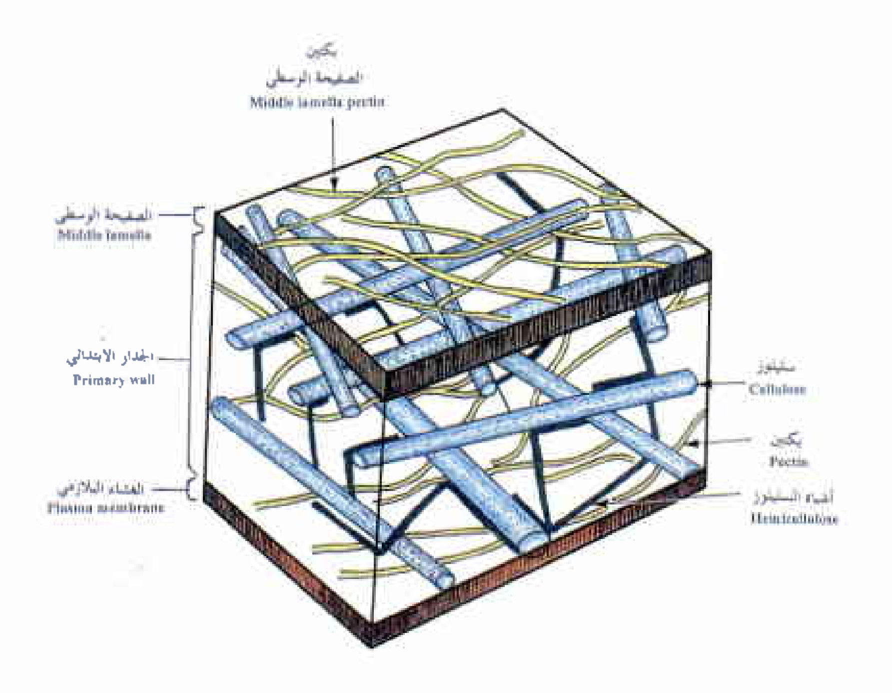
شكل (٢-١٢)

تكوين الصفيحة الوسطى والجدار الابتدائي

من خاصية المرونة أوالمطاطية Elasticity والبلاستيكية Plasticity. فعندما يحدث التمدد نتيجة لدخول الماء فإن الجدار الابتدائي لايعود إلى حالته الأولى ولاتعود الخلية نتيجة لذلك إلى شكلها الأول. وبنمو الخلية تزداد

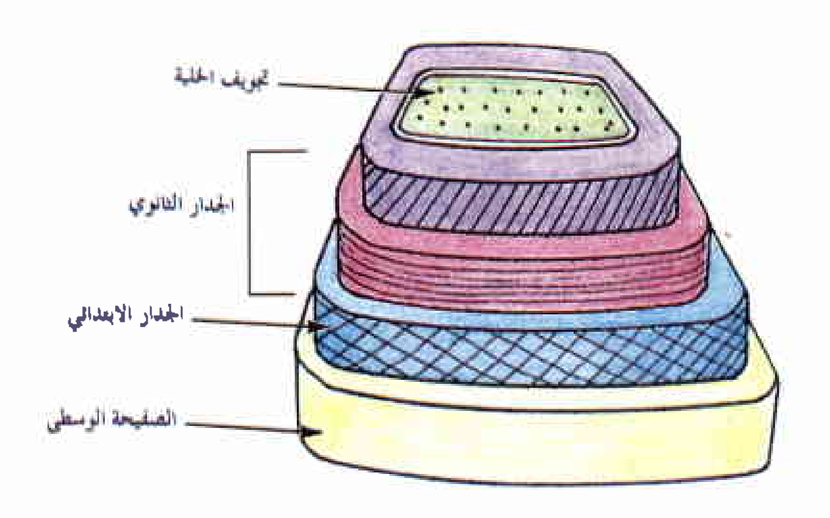
المساحة السطحية للخلية ونتيجة لترسيب مزيد من المواد السليلوزية وأشباه السليلوز والبكتين. ويوضح شكل (٢-١٣) نموذج مبسط لتركيب الجدار الخلوي الابتدائي.

ج -الجدار الثانوي Secondary wall: تترسب مواد الجدار الثانوي بعد استكمال إضافة مكونات الجدار الابتدائي في بعض الخلايا لتأدية وظائف خاصة مثل الدعم والنقل. ويصل سمك الجدار الثانوي عدة أضعاف سمك الجدار الابتدائي. ويتكون الجدار الثانوي من السليلوز وتختلط معه مركبات أخرى مثل اللجنين Lignin والسيوبرين Suberin وعندئذ تتخذ الخلية شكلها النهائي ويكون الجدار غير قابل للتغير. يحوي الجدار الثانوي نسبة عالية من السليلوز وكمية من البكتين أقل مما هو موجود في الجدار الابتدائي. ويؤدي اللجنين دوراً مهماً في صلابة الجدار. ومن الجدير بالذكر بأن ترتيب الليفات الدقيقة السليلوزية يختلف في الجدار الثانوي عما هو في الجدار الابتدائي (شكل ٢-١٤) حيث تبدو تلك الليفات شبكية في الجدار الابتدائي بينما تبدو مرتبة حلزونياً حول الخلية بنمطين مختلفين في الجدار الثانوي، فالطبقة القريبة من الجدار الابتدائي مرتبة عمودياً على المحور الطولي تقريباً بينما الطبقة الداخلية المواجهة لتجويف الخلية تبدو موازية للمحور الطولي.



شكل (٢-١٣)

نموذج مبسط لتركيب الجدار الخلوي



شكل (٢-١٤)

الترتيب المختلف لليفات السليلوز في الجدر الابتدائية والثانوية

الباب الثاني

انتقال الماء والذائبات

Translocation of water and solutes

نص هنا

الفصل الثالث

العلاقات المائية للخلية النباتية
Plant Cell - Water Relations

الماء Water

يعد البروتوبلازم وسطاً تجري بداخله التفاعلات الحيوية، ويشكل الماء بداخله نسبة تتراوح بين ٨٠ إلى أكثر من ٩٠٪. وعليه فإن الماء هو العامل الفريد والمهم على الأرض لحياة الكائنات الحية. ومما لاشك فيه أن الماء سر وجود واستمرارية الحياة وبدونه لايمكن أن تقوم الحياة على الأرض.

أهمية الماء Importance of Water

١- يشترك الماء في أغلب التفاعلات الحيوية التي تجري في الخلية مثل عمليات التنفس والبناء الحيوي وعمليات التحلل الإنزيمي ...إلخ.

٢- الماء مصدر للقوة الاختزالية والطاقة خلال عملية البناء الضوئي بما يعطيه من بروتونات أو الكترونات ذات طاقة عالية. كما أنه مصدر للأكسجين الناتج من عملية البناء الضوئي.

٣- مادة مذيبة لأغلب المواد وأن تلك الفعاليات الحيوية تجري في وسط مائي، هذا فضلاً عن أهميته في نقل تلك المواد المذابة.

٤- مادة هيدروليكية Hydraulic agent هامة في الحفاظ على الانتفاخ ومنح القوة للاتساع الخلوي.

٥- مادة منظمة ضد التغيرات المتطرفة في درجات الحرارة. ويعد الماء مادة للتبريد والتكيف البيئي.

خواص الماء Properties of Water

يمتاز جزيء الماء بتركيب كيميائي خاص حيثُ ترتبط ذرتا الهيدروجين مع ذرة أكسجين تاركة زاوية مقدارها ١٠٥° (شكل ٣-١أ). وعليه فإن جزيء الماء قطبي، حيث جهة تحمل شحنة جزئية موجبة وجهة أخرى تحمل شحنة جزئية

سالبة. والجزيء متعادل كهربائياً، ونتيجة لخاصية القطبية فإن جزيء الماء ينجذب نحو الجزيئات القطبية الأخرى (على سبيل المثال، جزيء ماء آخر) مكوناً رابطة ضعيفة تسمى الرابطة الهيدروجينية Hydrogen bond. وتنشأ الرابطة الهيدروجينية، في حالة الماء، من جذب كهروستاتيكي Electrostatic بين الشحنة الموجبة لجزئ ماء مع الشحنة السالبة لجزئ ماء آخر. وإن للرابطة الهيدروجينية أهمية كبيرة في إعطاء المميزات والخصائص الفريدة التي يمتاز بها الماء (شكل ٣-١ب) فضلاً عن ذوبان معظم المواد فيه (شكل ٣-١ج). ويمكن مناقشة خواص الماء الفيزيائية كما يلي (راجع جدول ٣-١):

جدول (٣-١)

بعض الخصائص الفيزيائية للماء مقارنة مع مواد أخرى

ذات وزن جزيئي مقارب

المادة	الوزن الجزيئي دالتون	الحرارة النوعية جول/جم/ °م	درجة الانصهار °م	حرارة الانصهار جول/جم	درجة الغليان °م	حرارة التبخر جول/جم
الماء	١٨	٤٫٢	صفر	٣٣٥	١٠٠	٢٤٥٢
الأمونيا	١٧	٥٫٠	- ٧٧	٤٥٢	- ٣٣	١٢٣٤
ثاني أكسيد الكربون	٤٤	-	- ٥٧	١٨٠	- ٧٨	٣٠١
الميثان	١٦	-	- ١٨٢	٥٨	- ١٦٤	٥٥٦
الإيثان	٣٠	-	- ١٨٣	٩٦	- ٨٨	٥٢٣
الميثانول	٣٢	٢٫٦	- ٩٤	١٠٠	٦٥	١٢٢٦
الإيثانول	٤٦	٢٫٤	- ١١٧	١٠٩	٧٨	٨٧٨

(Hopkins, 1995)

١- سائل في درجات الحرارة الاعتيادية: يمتاز الماء بميزة فريدة وهي أنه سائل عند مدى من درجات الحرارة الأكثر ملاءمة للحياة عند مقارنته مع مركبات أخرى تمتلك وزناً جزيئياً مقارباً.

٢- الحرارة النوعية Specific Heat للماء عالية: يمتاز الماء بأن حرارته النوعية عالية. ويجدر التنويه بأن هذا المصطلح يستعمل لتحديد كمية الطاقة التي يمكن أن تُمتص عند ارتفاع درجة الحرارة إلى حد معين. ويفوق الماء بهذه الخاصية المواد الأخرى عدا الأمونيا السائلة. كذلك يمتاز الماء بأن توصيله الحراري

Thermal conductivity عـــالٍ. وهذا يعني أن الماء يوصل الحـرارة بعـيـداً عن نقطة المعاملة. إن هاتين الميزتين تساعدان الماء لامتصاص وتوزيع كميات كبيرة من الطاقة الحرارية دون زيادة كبيرة في درجة الحرارة. إن ذلك من شأنه أن يمنح النسيج النباتي درجة عالية من ثبات درجة الحرارة والتبديد السريع للحرارة خلال الخلية أو بين الخلية والمحيط دون حدوث تباين شديد في درجة الحرارة الداخلية للخلية.

٣- الحرارة الكامنة للتبخر Heat of Vaporization والإنصهار Heat of Fusion عاليتان: الرابطة الهيدروجينية جعلت الماء يمتلك حرارة تبخر وحرارة انصهار عاليتين. ويمكن تعريف حرارة التبخر بأنها الطاقة اللازمة لتحويل وزن جزيئي جرامي من الماء السائل إلى وزن جزيئي جرامي من بخار الماء والتي تبلغ ٤٤ كيلو جول/وزن جزيئي جرامي عند ٢٥°م. وبما أن هذه الطاقة لابد وأن تُمتص من المحيط فتعزى ظاهرة التبريد الملازمة لعملية التبخر إلى حرارة التبخر للماء. تقوم عملية النتح بعملية تبريد الورقة خلال فترات الجو الحار. كذلك تُعد حرارة الانصهار عالية حيث تبلغ ٦ كيلو جول/وزن جزيئي جرامي. ولهذه الخاصية أهمية كبيرة في حماية النبات من ظروف التجمد ذلك أن الماء يحتل حجماً أكبر عند تلك الظروف مما يؤدي إلى تدمير الخلايا. وعليه فإن طاقة كبيرة لازمة لتحويل الماء السائل إلى ماء متجمد وبالعكس. كذلك فإن زيادة حجم الماء عند التجمد تنطوي عليها قلة كثافته وبالتالي فإنه يطفو فوق سطح البرك والمسطحات المائية والأنهار أثناء موسم الشتاء وبالتالي الحفاظ على الأحياء في الأجزاء السفلى من تلك المجمعات المائية. ومن الجدير بالذكر بأن للماء كثافة قصوى عند درجة ٤°م، وبالتالي فإن كثافة الماء تنخفض بزيادة أو انخفاض درجة الحرارة أكثر أو أقل من تلك الدرجة.

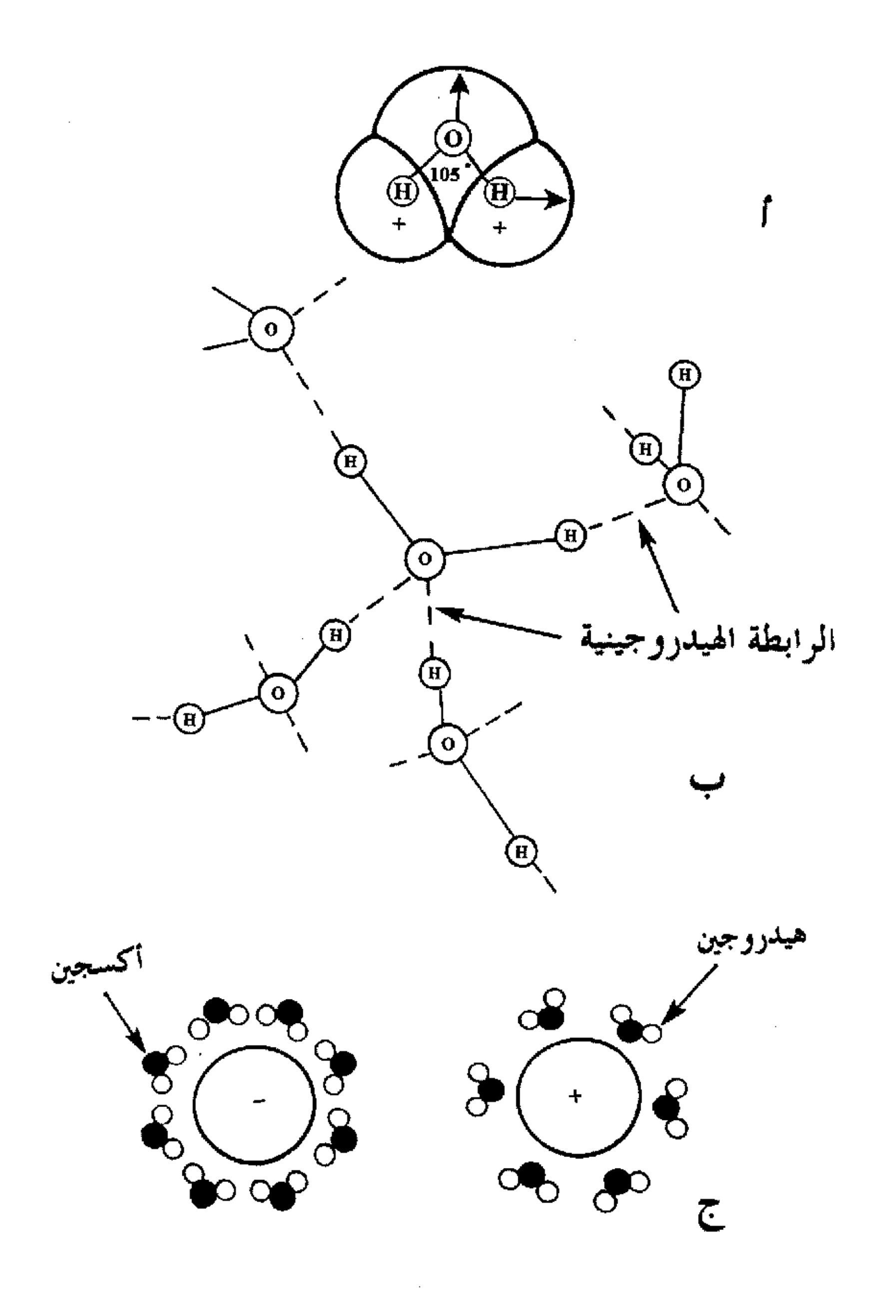
٤- قوة التماسك Cohesion Force وقوة التلاصق Adhesion Force عاليتان: يمتاز الماء بقوة تماسك عالية بسبب الروابط الهيدروجينية والتي إليها يُعزى الشد السطحي Surface tension العالي والذي يبدو بشكل جلي عند السطوح البينية بين الماء والهواء. يكون تماسك جزيئات الماء مع بعضها البعض أقوى من التداخل بين الماء والهواء. ولهذا نلاحظ أن سطوح المياه تميل للتقلص وتسقط قطرات الماء بشكل كرات. وهذه الظاهرة ربما تكون مسؤولة عن مقاومة الشد Tensil strength العالي للماء والذي يفسر استمرارية أعمدة الماء في عناصر الخشب ومقاومتها للقطع. أما قوة التلاصق فهي انجذاب الماء إلى المواد الأخرى التي يدخل الأكسجين في تركيبها مثل السليلوز حيث يقوم الماء بتكوين روابط هيدروجينية معها. ويمكن القول بأن المواد التي لها القدرة على تكوين روابط هيدروجينية يمكنها أن

تتلاصق مع الماء مثل السليلوز والنشا والبروتينات، وبالعكس فإن مواد أخرى (غير قطبية) مثل الشمع الذي لايتلاصق مع الماء لعدم تكوين روابط هيدروجينية. ويمكن أن تؤدي ظاهرة التلاصق دوراً في صعود الماء في عناصر الخشب إلى أعلى النبات.

٥- امتصاص الضوء Light Absorption: يمتص الماء كميات طفيفة من موجات الضوء المرئي خصوصاً عند منطقة الضوء الأحمر لكنه يُبدي تشتيتاً بسيطاً للضوء الأزرق. وتقوم الرابطة الهيدروجينية في الماء بامتصاص الضوء في منطقة الأحمر البعيد Far - red بكفاءة عالية. ويمكن أن يؤدي ذلك إلى تبديد الطاقة الحرارية وبالتالي المحافظة على ثبات واستقرار درجة الحرارة سواءً كان ذلك في النبات أو على سطح الكرة الأرضية. كما أن ذلك الامتصاص لايسمح بتسرب الحرارة من الأرض خلال الليل.

٦- لزوجة الماء Viscosity: تُعرَّف اللزوجة بأنها مقاومة السائل لاحتكاك التدفق. ويُعد الماء ذا لزوجة عالية حيث تساوي عند درجة ٢٠°م الوحدة (١ سنتيبواز Centipoise) والذي يعد بمثابة المرجع للتعبير عن لزوجة السوائل الأخرى. ولكن هذه اللزوجة تزداد وتقل بانخفاض وارتفاع درجة الحرارة على التوالي. ويعود ذلك إلى عدد الروابط الهيدروجينية.

٧- الماء مذيب عام Universal Solvent: الخصائص الفريدة للماء باعتباره مذيباً عاماً إنما يعود إلى خاصية القطبية Polarity فضلاً عن القابلية في معادلة الجذب الكهربائي بين الجزيئات الذائبة أو الأيونات وذلك عن طريق إحاطة الأيون أو الجزيء بوساطة طبقة أو أكثر من جزيئات الماء والتي تسمى غلاف التميؤ Hydration shell الذي يقلل فرصة ارتباط الأيونات لتشكيل التركيبات البلورية Crystal structures. ومن الجدير بالذكر بأن خاصية قطبية الجزيئات يمكن قياسها كمياً بثابت التكهرب الثنائي Dielectric constant الذي هو قياس لسعة المادة لمعادلة الجذب بين الشحنات الكهربائية. ويعد الماء من المواد ذات ثابت تكهرب ثنائي عالٍ مقارنة مع مواد أخرى.



شكل (٣-١)

جزيء الماء

(أ) التركيب الجزيئي

(ب) الرابطة الهيدروجينية

(ج) ذوبان المواد في الماء

(Hopkins, 1995)

حركة الماء Water Movement

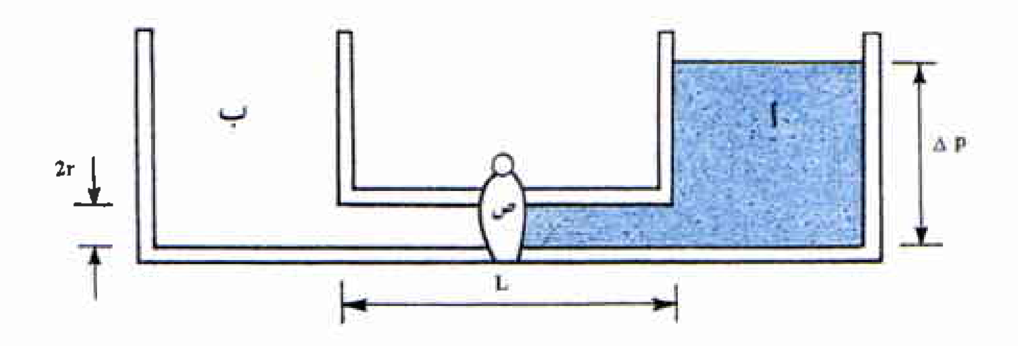
يمكن دراسة حركة الماء من خلال العمليات التي يشترك بها الماء مثل حركته من التربة إلى النبات وفقدانه من الورقة بعملية النتح. وهناك بعض الأسس الفيزيائية لحركة الماء وهي التي لابد وأن نناقشها قبل دراسة تفاصيل حركة الماء داخل النبات.

أ - الانسياب (التدفق) الكتلي أو الإجمالي Mass Flow or Bulk Flow

وهو الحركة التلقائية للمادة بسبب قوة الضغط في نظام فيزيائي. وتنخفض طاقة جزيئات الماء عندما تتحرك في منحدر مثلاً، ويكون ذلك تحت تأثير الجاذبية. وهنا تتحول الطاقة الكامنة إلى طاقة حركية والتي تتبدد كحرارة. إن مثل هذه الحركة والتي ترتبط مع حركة مواد أخرى قد تكون عالقة مع جزيئات الماء تسمى بالانسياب الإجمالي أو الانسياب الكتلي. ويوضح الشكل (٣-٢) النظام الفيزيائي لبيان مبدأ الانسياب الإجمالي، فهناك حوضان (أ، ب) متصلان بواسطة أنبوب في وسطه منظم (ص). يلاحظ أن الحوض (أ) مملوء بالماء، بينما الحوض (ب) فارغ وإذا فُتح ص فإن الماء يتحرك من (أ) إلى (ب) حتى يتساوى مستوى الماء في كلا الإناءين. وأن معد ل انسياب الماء يعتمد على فرق الضغط الهيدروستاتيكي والمقاومة في الأنبوب الواصل بينهما.

$$\text{معدل انسياب الماء} = \frac{\text{فرق الضغط}}{\text{المقاومة}}$$

ويستمر انسياب الماء من أ إلى ب حتى يصبح فرق الضغط صفراً عندها يتوقف انسياب الماء. ويمكن تحريك الماء أكثر من (أ) إلى (ب) إما بتسليط ضغط على (أ) أو بتسليط شد على (ب).



شكل (٣-٢)

تجربة توضح الانسياب الكتلي أو الإجمالي

(Sutcliffe, 1979)

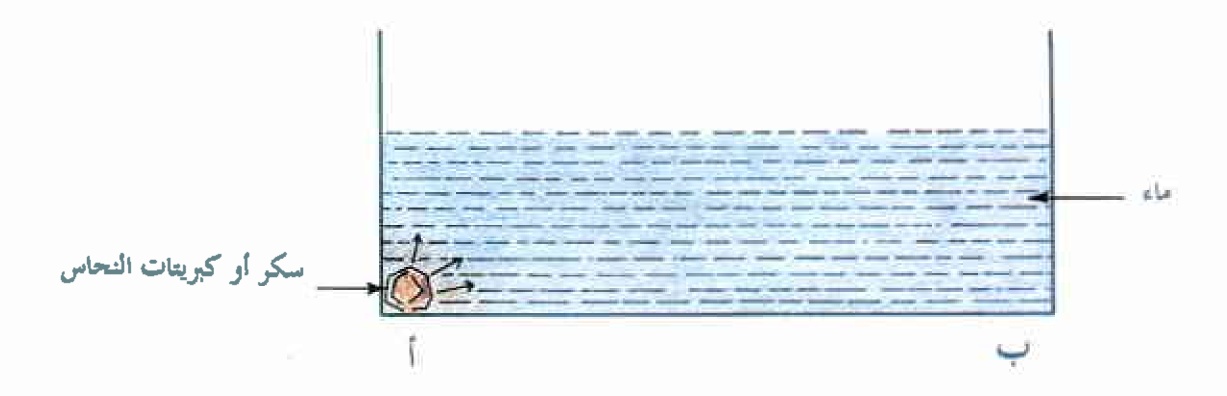
ب - الانتشار Diffusion

يعني الانتشار الحركة التلقائية العشوائية (غير المنظمة) للدقائق، ويحدث هذا عندما يكون هناك فرق في محتوى الطاقة الحرة بين نظامين. وتعرف الطاقة الحرة لأية مادة بأنها كمية الطاقة المكنة لأداء شغل. ويشار إلى كمية الطاقة الحرة في الوزن الجزيئي الجرامي للمادة بأنه الجهد الكيميائي والذي يُقاس بوحدات الطاقة المعروفة مثل جول/مول Joule/mole. ويمكن تحويل هذه الوحدات إلى وحدات الضغط المعتمدة في الوقت الحاضر (باسكال Pascal). وعليه يعتمد الجهد الكيميائي لمادة ما تحت ظروف ثابتة من الضغط ودرجة الحرارة على عدد الأوزان الجزيئية الجرامية الموجودة في تلك المادة. لذلك فإن المادة المركزة تمتلك جهداً كيميائياً عالياً وتنتشر باتجاه المنطقة ذات الجهد الكيميائي المنخفض. ومن الجدير بالتأكيد في هذا المجال بأن الجهد الكيميائي يعني الجهد المائي إذا كانت المادة المنتشرة هي الماء. ولاحقاً ستكون هناك مناقشة لكيفية حساب الجهد الكيميائي والمائي في مثل هذه الأنظمة.

ويمكن عمل تجربة بسيطة لتوضيح ظاهرة الانتشار حيث عند وضع بلورات سكر أو كبريتات النحاس في إناء زجاجي به ماء فإن بلورات السكر أو كبريتات النحاس تذوب في الماء أولاً ثم تتحرك بالاتجاه البعيد عنها حتى يتجانس المحلول. وتفسر حركة المواد الذائبة على أساس حركة جزيئات أو أيونات المادة من منطقة الطاقة العالية (أ) إلى منطقة الطاقة المنخفضة (ب) أو من منطقة الجهد الكيميائي العالي إلى منطقة الجهد الكيميائي المنخفض. وفي الحقيقة بأن ظاهرة الانتشار هذه لاتشمل المواد بل إن ذلك يشمل انتشار الماء أيضاً من منطقة الجهد المائي العالي (ب) إلى منطقة الجهد المائي المنخفض (أ) كما يبدو في الشكل (٣-٣).

وهناك عدد من العوامل التي تؤثر في عملية الانتشار مثل مقاومة الاحتكاك والتركيز ومساحة المنطقة التي تمر عبرها المادة المنتشرة والوزن الجزيئي وحجم الذرات المنتشرة ودرجة الحرارة والضغط (شكل ٣-٤) فضلاً عن وسط الانتشار وقابلية ذوبان الدقائق المنتشرة.

إن عملية الانتشار في النبات من العمليات الحيوية ذلك أن الماء والأيونات والغازات تدخل النبات عن طريق عملية الانتشار. وسيكون هناك متسع لمناقشة امتصاص الأيونات من قبل النبات عند دراسة التغذية المعدنية في النبات، كما يمكن مناقشة انتشار غازات الأكسجين وثاني أكسيد الكربون في دراسة عمليات البناء الضوئي والتنفس، غير أن الذي يهمنا في الوقت الحاضر هو انتشار الماء من محلول التربة إلى النبات وحركة الماء بين الخلايا والعوامل التي تتحكم فيها.

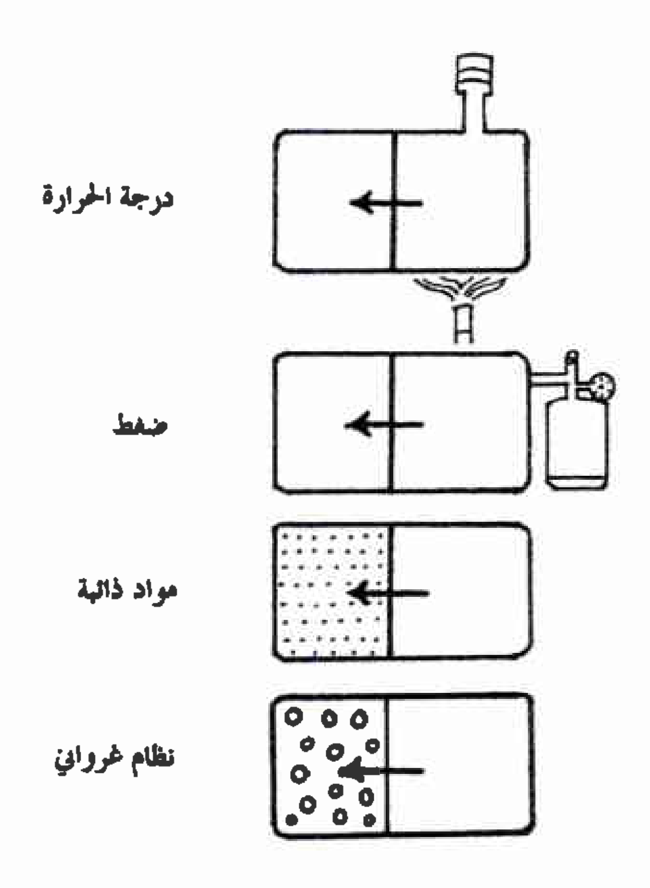


شكل (٣-٣)

تجربة توضح ظاهرة الانتشار

الازموزية Osmosis

لابد وأن يدرك الطالب أن النبات محاط بجدر خلوية وأغشية بلازمية، وأن حدوث عملية الانتشار لابد وأن تتم عبر تلك الجدر وتلك الأغشية. وإن انتشار المذيب (الماء عادة) عبر الأغشية شبه المنفذة Semi-permeable membranes أو الأغشية ذات النفاذية الاختيارية Differentially permeable membranes يُسمى بالأزموزية Osmosis. والغشاء شبه المنفذ هو الغشاء الذي يسمح بمرور دقائق المذيب ولايسمح بمرور المذاب مثل ورق السيلوفان. وفي الحقيقة بأن ليس هناك أغشية شبه منفذة تامة بمعنى أن الفتحات الموجودة في هذه الأغشية لابد وأن تسمح بمرور بعض الدقائق المذابة. وهذا المفهوم ينطبق على الأغشية البلازمية الحية مع خصوصية هذه الأغشية في السيطرة على مرور المواد المذابة.



شكل (٣-٤)
نماذج من أنظمة الانتشار وتأثير بعض العوامل
(الأسهم تشير إلى محصلة اتجاه حركة الماء)
(Salisburry and Ross, 1992)

وقبل مناقشة العلاقات المائية للخلية النباتية لابد من إجراء تجارب مختبرية حول هذه الظاهرة باستعمال أغشية اصطناعية. يؤخذ قمع ثيسل Thistle funnel ويُربط على فوهته غشاء السيلوفان الذي يسمح لمرور جزيئات الماء بسهولة لكنه لايسمح بمرور الجزيئات الكبيرة مثل السكروز. ويوضح الشكل (٣-٥) هذه التجربة حيث يوضع محلول مركز من السكروز (٢٠٪) داخل القمع ويُثَبتْ القمع داخل حوض به ماء مقطر بحيث

يكون ساق القمع إلى أعلى. وبعد فترة من الزمن يُلاحظ صعود المحلول داخل ساق القمع وتستمر هذه العملية حتى ينشأ ضغط بفعل عمود المحلول من شأنه أن يمنع دخول جزيئات إضافية من الماء بمعنى أن تصبح محصلة دخول وخروج جزيئات الماء من وإلى القمع متساوية. وتُفسَّرْ حركة الماء عبر غشاء السيلوفان حسب طاقة جزيئات الماء. إن الطاقة الحرة لجزيئات الماء في الحوض عالية جداً إذا ماقورنت مع الطاقة الحرة التي تمتلكها جزيئات الماء داخل قمع ثيسل بسبب وجود جزيئات السكر التي تعيق حركة جزيئات الماء. ومن الجدير بالملاحظة بأن دخول الماء إلى قمع ثيسل لايسبب زيادة في ضغط عمود السائل فحسب بل إن الماء الداخل يخفف المحلول أيضاً. ويمكن القول بأن الماء قد دخل قمع ثيسل بسبب الفرق في الجهد المائي بين الحوض وقمع ثيسل حيث أن الجهد المائي عال في الحوض ومنخفض داخل قمع ثيسل وحسب تعريف ظاهرة الانتشار فإن الماء يتحرك من منطقة الجهد المائي العالي إلى منطقة الجهد المائي المنخفض. ويوضح الشكل (٣-٦) هذه الظاهرة على جانبي الغشاء حيث أن تركيز جزيئات الماء في أ (الحوض) أكثر من تركيزه في ب (قمع ثيسل) لأن وجود جزيئات السكر من شأنها أن تقلل من طاقة جزيئات الماء. وبالتالي فإن حركة جزيئات الماء من (أ) إلى (ب) تستمر إلى أن يستقر النظام على جانبي الغشاء وهذا يحدث بتسليط ضغط وتخفيف المحلول في (ب). وقد أُعتبر الجهد المائي للماء المقطر مساوياً صفراً لغرض تنظيم مقادير الجهد المائي في أي نظام. وهذا يشبه ما أعتُمِدَ في تنظيم درجات الحرارة للماء والمواد الأخرى.

مفهوم الجهد المائي The Concept of Water Potential

تعتمد فكرة الجهد المائي على الجهد الكيميائي، حيث يعرف الجهد الكيميائي بأنه مقدار الطاقة الحرة في جزيء جرامي من المادة وإذا كانت المادة ماء فإنه يساوي الجهد المائي نفسه.

$$\mu = R\,T\ln A$$

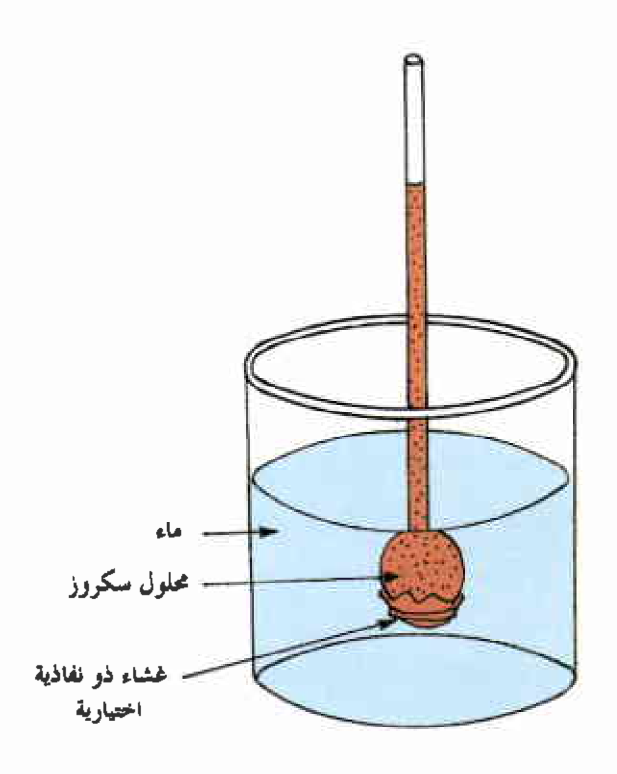
الطاقة الكيميائية للمادة المنتشرة = μ Joule/Kg جول/كجم

ثابت الغازات ٨٫٣ جول/مول . درجة مطلقة 8.3 Joule/mole . K = R

درجة الحرارة المطلقة = T

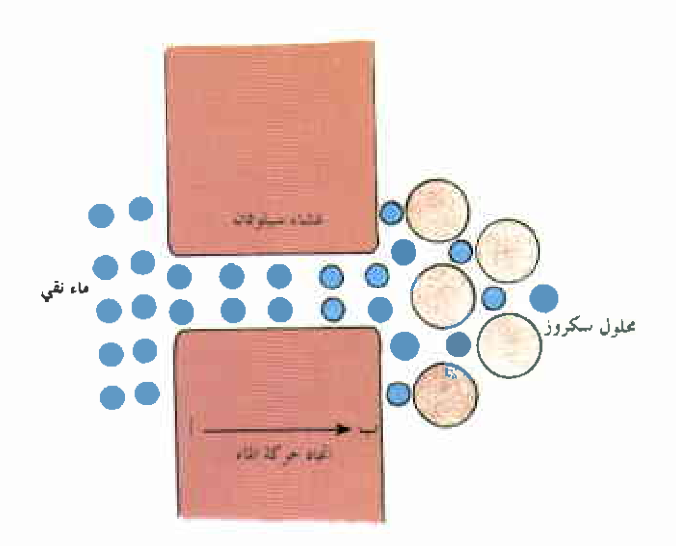
تركيز المادة مول/كجم Mole/Kg = A

اللوغارتم الطبيعي = $\ln$



شكل (٣-٥)

ظاهرة الأزموزية



شكل (٣-٦)

حركة الماء نتيجة لظاهرة الأزموزية حيث يوضح الرسم التخطيطي حركة الماء عبر غشاء ذو نفاذية اختيارية (Sutcliffe, 1979)

ويمكن تحويل وحدات الطاقة إلى وحدات ضغط فيمكن تحويل وحدة جول/كجم إلى باسكال Pa أو ميجا باسكال MPa.

والجهد المائي في الحقيقة عبارة عن الفرق بين الجهد الكيميائي للماء في محلول والجهد الكيميائي للماء النقي عند درجة الحرارة نفسها والضغط نفسه.

$$\mu\omega - \mu\omega^{\circ} = \Psi\omega$$

الجهد الكيميائي المطلق للماء في أي نظام $\mu\omega$

الجهد الكيميائي المطلق للماء النقي $\mu\omega^{\circ}$

الجهد المائي $\Psi\omega$

$$\mu\omega - \mu\omega^{\circ} = RT \ln \frac{P}{P^{\circ}}$$

الضغط البخاري للماء في درجة T P

الضغط البخاري للماء النقي في درجة T P°

وإذا كانت المادة المراد قياس جهدها المائي هي الماء النقي فإن $\frac{P}{P^{\circ}} = 1$، وبالتالي فإن اللوغارتم الطبيعي لـ (1) يساوي صفر. وعليه فإن الجهد المائي للماء النقي يساوي صفراً.

ويعرف الضغط البخاري بأنه ضغط البخار الذي يوجد في حالة توازن مع السائل. وعند ثبات درجة الحرارة فإن عدد جزيئات المذيب الموجود على شكل بخار فوق سطح المحلول الموضوع في إناء مغلق يعتمد على طاقة المذيب أو طاقة جزيئاته. وبزيادة طاقة المذيب يزداد الضغط البخاري. ولما كانت المادة المذابة تقلل من الطاقة الحرة للمذيب فإنها تقلل من الضغط البخاري. ويمكن القول بأن مفهوم الجهد المائي يعتمد على أساس أن لكل مادة طاقة كامنة في جزيئاتها. وهذه الطاقة تكون أعلى مايمكن عندما تكون نقية. ويُطلق على هذه الطاقة بالطاقة الحرة للمادة Free energy. وهناك عدة عوامل تؤثر في تلك الطاقة منها:

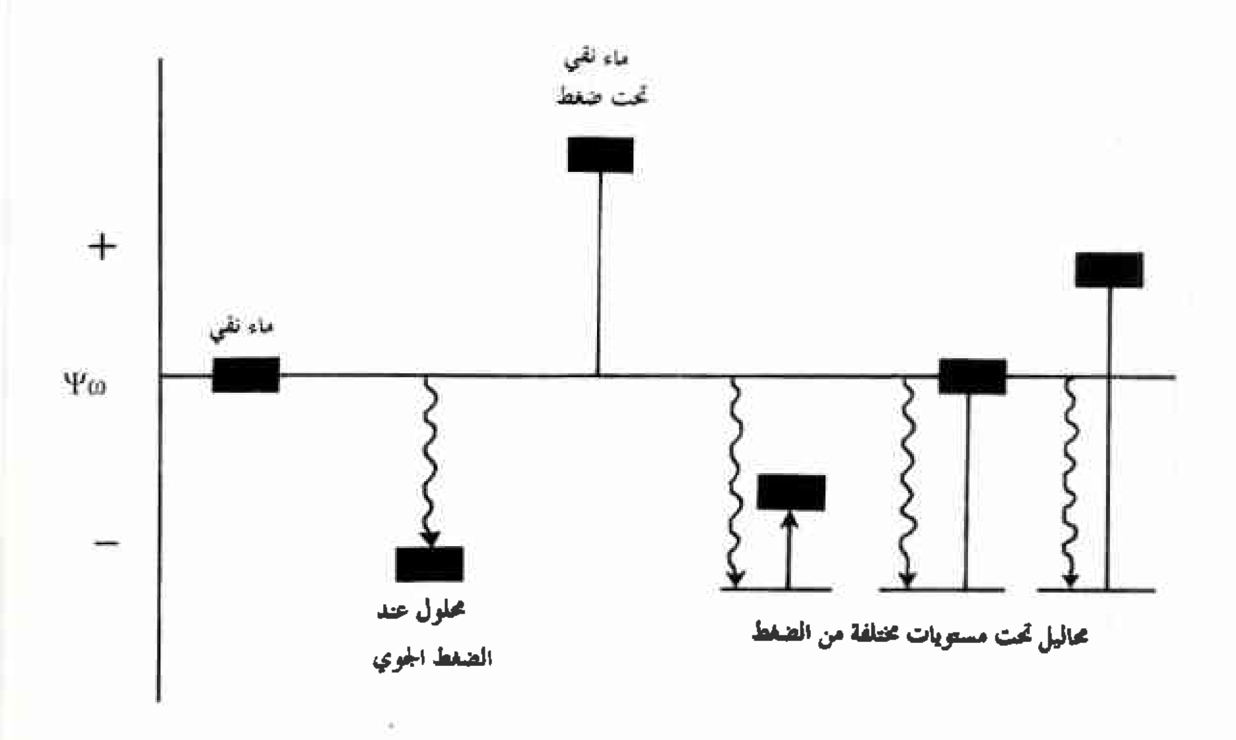
١- المواد الذائبة
٢- الضغط المسلط
٣- درجة الحرارة
٤- المواد الغروانية ... وغيرها (راجع شكل ٣-٤).

هناك مستويات للجهد المائي:

١- يساوي صفر في حالة الماء النقي.

٢- أقل من صفر (سالب القيمة) في حالة المحاليل.

٣- أكثر من صفر (موجب القيمة) في حالة ماء أو محلول مسلط عليه ضغط (شكل ٣-٧).



شكل (٣-٧)

مستويات الجهد المائي Ψω

(Salisburry and Ross, 1992)

الجهد المائي ومكوناته في الخلية النباتية

Water Potential and its Components in the Plant Cell

يعد الجهد المائي للخلية النباتية محصلة أو مجموع القوى المؤثرة في الجهد الكيميائي للماء في الخلية. وأن الخلية النباتية تشابه النظام الأزموزي (شكل ٣-٨) حيث أنها محاطة بجدار صلب نوعاً ما يليه غشاء بلازمي ذو نفاذية اختيارية وهناك فجوة - هي الأخرى - محاطة بغشاء بلازمي. تحوي الخلية في داخل الفجوة على ماء وأملاح ومركبات عضوية وتوجد أيضاً مركبات عضوية ولاعضوية في السايتوبلازم مثل الأحماض الأمينية والسكريات والأحماض العضوية وغيرها والتي تشكل محاليل. كما تحوي الخلية على تجمعات جزيئية تشكل النظام الغرواني. ويمكن تصنيف تأثير القوى المختلفة التي تؤثر في الجهد المائي للخلية النباتية بالشكل الآتي:

١- تأثير الأملاح والمواد العضوية المذابة مثل السكريات والأحماض الأمينية والأحماض العضوية، وهذه تشكل في الخلية أيونات وجزيئات بشكل محاليل. وتلك المواد تخفض الجهد المائي أي تجعله أكثر سالبية. وأن جزء من الجهد المائي الناتج عن هذه المواد يسمى بالجهد الأزموزي Osmotic potential أو جهد الذائبات Solute potential وهو سالب القيمة دائماً ويرمز له Ψs.

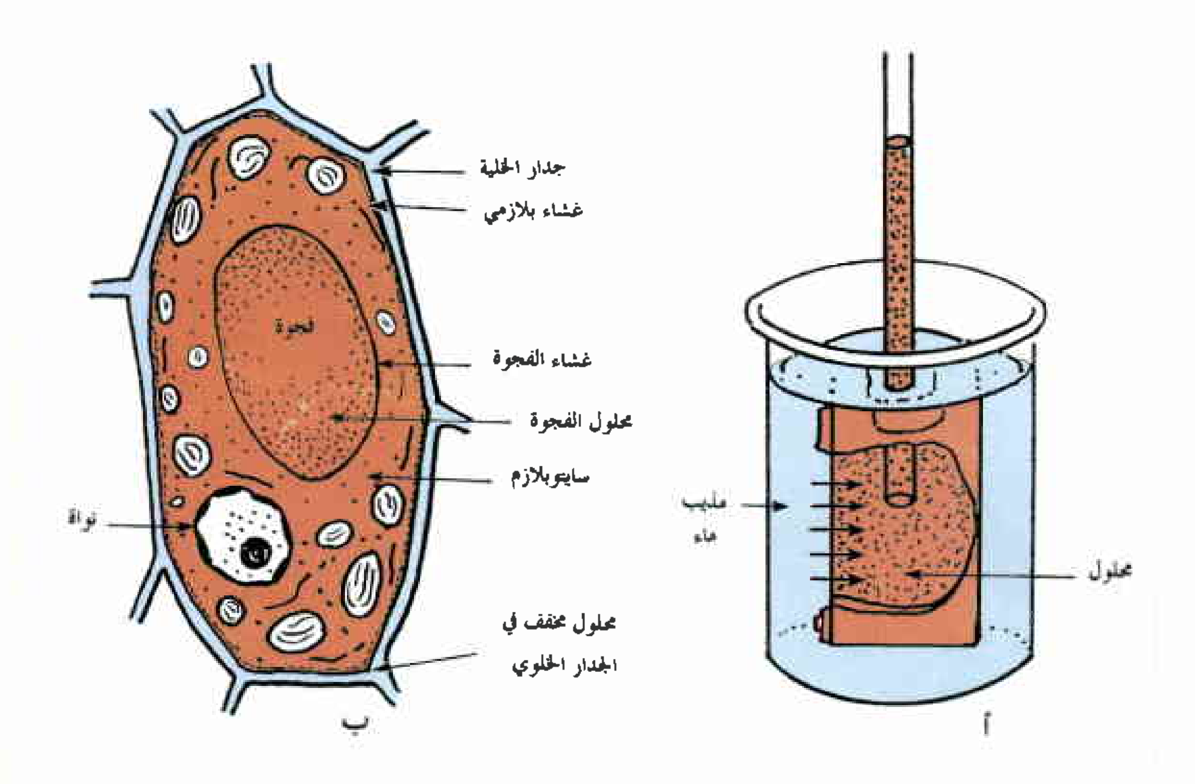
٢- تأثير التجمعات الغروانية وهي بصورة عامة محبة للماء وبالتالي تقوم بتقييد الماء مما يخفض من طاقته. وأن جزء الجهد المائي الناتج عن وجود الغروانيات والتجمعات الجزيئية الكبيرة في الخلية يسمى بجهد الغروانيات Matric potential وهو سالب القيمة دائماً ويرمز له Ψm.

٣- تأثير ضغط مكونات الخلية على الجدار الخلوي بسبب انتفاخ الخلية وهذا مايسمى بالضغط الانتفاخي Turgor pressure. وفي الحقيقة بأن هناك ضغطاً معاكساً للضغط الانتفاخي ومساوياً لهُ من قِبل الجدار والذي يُسمى بضغط الجدار Wall pressure. إن ذلك من شأنه رفع قيمة الجهد المائي وأن جزءاً من الجهد المائي الناتج عن ذلك يسمى بجهد الضغط Pressure potential وهو موجب القيمة عادة ويرمز له Ψp. ويكون جهد الضغط سالب القيمة في أوعية الخشب أثناء النتح.

لذلك فإن:

الجهد المائي = الجهد الأزموزي + جهد الضغط + جهد الغروانيات

$$\Psi\omega = \Psi s + \Psi p + \Psi m$$



شكل (٣-٨)

الخلية كنظام أزموزي

(أ) نظام أزموزي فيزيائي

(ب) خلية نباتية كنظام أزموزي

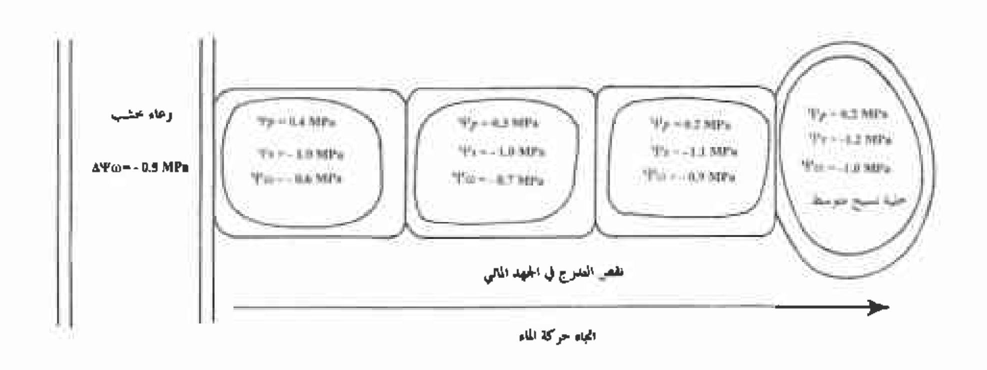
(Salisburry and Ross, 1992)

وفي كثير من الحالات فإن Ψm يُهمل لأن قيمه منخفضة جداً خصوصاً في الخلايا المتقدمة بالعمر ذات الفجوات Vacuolated cells. كما أنه من الصعوبة بمكان التفريق بين المكونات الغروانية والمكونات التي تُشكل المواد الذائبة بشكل أحماض أمينية وسكريات وأيونات وغيرها. فتصبح المعادلة:

$$\Psi_{(t)} = \Psi_s + \Psi_p$$

غير أنه في البذور الجافة تكون المواد المخزونة (الغروانيات) هي المواد السائدة في الخلية، وأن قيم Ψs و Ψp لاتؤثر كثيراً في تحديد الجهد المائي لها وبالتالي فإن الجهد المائي يتحدد في هذه الحالة بقوة جذب الغروانيات للماء أو بجهد الغروانيات وتصبح المعادلة:

$$\Psi\omega = \Psi m$$



شكل (٣-٩)

شكل توضيحي يبين اتجاه سيل الماء بين خلايا النبات من منطقة الجهد المائي العالي إلى الجهد المائي المنخفض

Ψω = الجهد المائي، Ψs = الجهد الأزموزي، Ψp = جهد الضغط

(الأرقام التي في الشكل افتراضية)

(Hopkins, 1995)

إن حركة الماء بين محلول التربة وأنسجة النبات في منطقة الجذر وكذلك حركة الماء بين خلايا النبات من الجذر إلى الساق والورقة يُفسَّرْ على أساس الفرق في الجهد المائي (شكل ٣-٩) حيث يستمر دخول الماء من التربة إلى خلايا الشعيرات الجذرية كلما كان الجهد المائي للخلايا أقل من الجهد المائي للوسط الخارجي. وعليه فإن دخول الماء للخلية النباتية يؤدي إلى:

١- رفع قيمة الجهد الأزموزي أي يصبح أقل سالبية.
٢- زيادة قيمة جهد الضغط.
٣- زيادة قيمة الجهد المائي أي يصبح أقل سالبية.
٤- زيادة حجم الخلية بما تسمح به مرونة النسيج.

ويوضح الشكل (٣-١٠) مخطط هوفلار Höfler plot والذي يوضح علاقة الجهد المائي ومكوناته مع تغير حجم الخلية. يُلاحظ من الشكل أن حجم الخلية النسبي يكون أقل مايمكن عندما تكون الخلية تحت إجهاد مائي أو في حالة بلزمة ابتدائية حيث يكون جهد الضغط (الضغط الانتفاخي Turgor pressure) مساوياً صفراً.

$$\Psi p = o$$

وعليه فإن:

$$\Psi cell = \Psi s$$

وعند وضع هذه الخلية في ماء مقطر تحدث تغيرات في كافة المكونات وكما يأتي:

١- زيادة الجهد المائي ويكون ذلك بسبب:
(أ) زيادة الجهد الأزموزي (يصبح أقل سالبية).
(ب) زيادة جهد الضغط (الضغط الانتفاخي).
٢- زيادة حجم الخلية النسبي، ويستمر ذلك حتى يتساوى الجهد الأزموزي مع جهد الضغط (الضغط الانتفاخي) $\Psi s = \Psi p$ ويصبح حجم الخلية النسبي أكبر مما يمكن وعندئذ ($\Psi cell$ = صفر) وتوصف هذه الخلية بأنها ممتلئة تماماً.

طرق قياس الجهد المائي ومكوناته للمحاليل

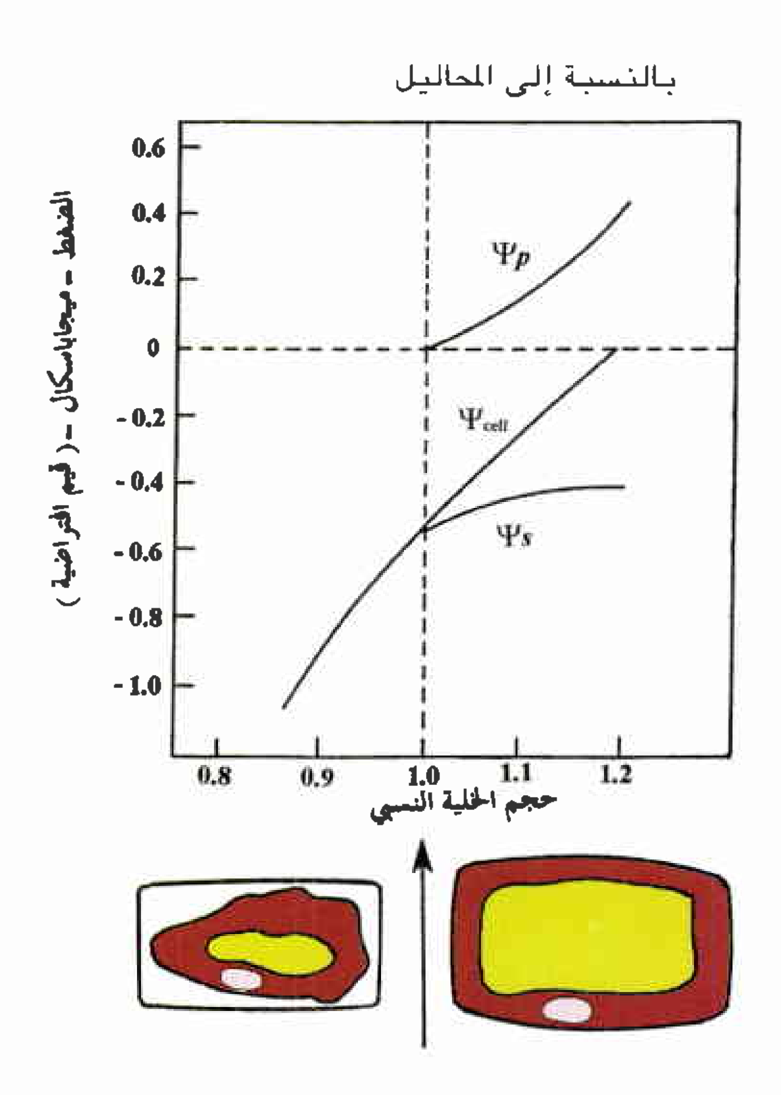
Methods of Measuring Ψω and its Components of Solutions

يتحدد الجهد المائي للمحاليل مثل محاليل كلوريد الصوديوم أو السكروز بالجهد الأزموزي لها حيث تؤثر الدقائق المذابة من أيونات وجزيئات في خفض طاقة

جزيئات الماء أو الجهد المائي للمحلول.

وعليه فإن:

$$\Psi\omega = \Psi s$$



شكل (٣-١٠)

مخطط هوفلار Höfler plot يوضح التغيرات في جهد الضغط Ψp والجهد الأزموزي Ψs والجهد المائي للخلية Ψ cell

مع تغير حجم الخلية النسبي

(Hopkins, 1995)

وهناك عدة طرق لقياس الجهد الأزموزي للمحاليل أهمها:

١ - **علاقة فانت هوف Van't Hoff relation** :

وجد هذا العالم أن هناك علاقة وثيقة بين تركيز المحلول وجهده الأزموزي.

وقد وضع القانون

$$\Psi s = - miRT$$

الجهد الأزموزي ميجا باسكال MPa	Ψs
التركيز مولال Molal	m
ثابت التأين أو عامل فانت هوف Van't Hoff factor وهذا يساوي ١ للمحاليل المثالية مثل السكر ويزيد عن ذلك في المحاليل الملحية المتأينة ويعتمد ذلك على نوع الملح وتركيزه	i
ثابت الغازات = ٠.٠٨٣ لتر ميجا باسكال مول$^{-1}$ درجة$^{-1}$	R
درجة الحرارة المطلقة (درجة الحرارة المئوية + ٢٧٣)	T

ويُفضل قياس الجهد الأزموزي بوحدات الضغط حيث يمكن تحويل وحدات الطاقة إلى وحدات ضغط. وقد أُشتق هذا القانون من قانون الغازات المثالية:

$$PV = nRT$$

$$P = \frac{n}{V} RT$$

الضغط	P
التركيز	$\frac{n}{V}$
ثابت الغازات	R
درجة الحرارة المطلقة	T

حيث أن هناك تشابهاً في سلوك الغازات المثالية والمحاليل.

٢- طريقة الانخفاض في درجة تجمد المحاليل:

Method of Depression in the Freezing Point of Solutions

من الخصائص التي تمتاز بها المحاليل هو انخفاض درجة تجمدها وارتفاع درجة غليانها مقارنة مع الماء المقطر. ويعول في الوقت الحاضر على قياس الجهد الأزموزي حسب الانخفاض في درجة التجمد، ذلك أن الارتفاع في درجة الحرارة أثناء قياس الجهد الأزموزي حسب الارتفاع في درجة الغليان قد تسبب تدمير المواد المذابة المراد قياس جهدها الأزموزي. وقد أُشتقت المعادلة الآتية:

$\Psi s = -1.22 \ \Delta T$ (وحدة القياس ميجا باسكال)

١١

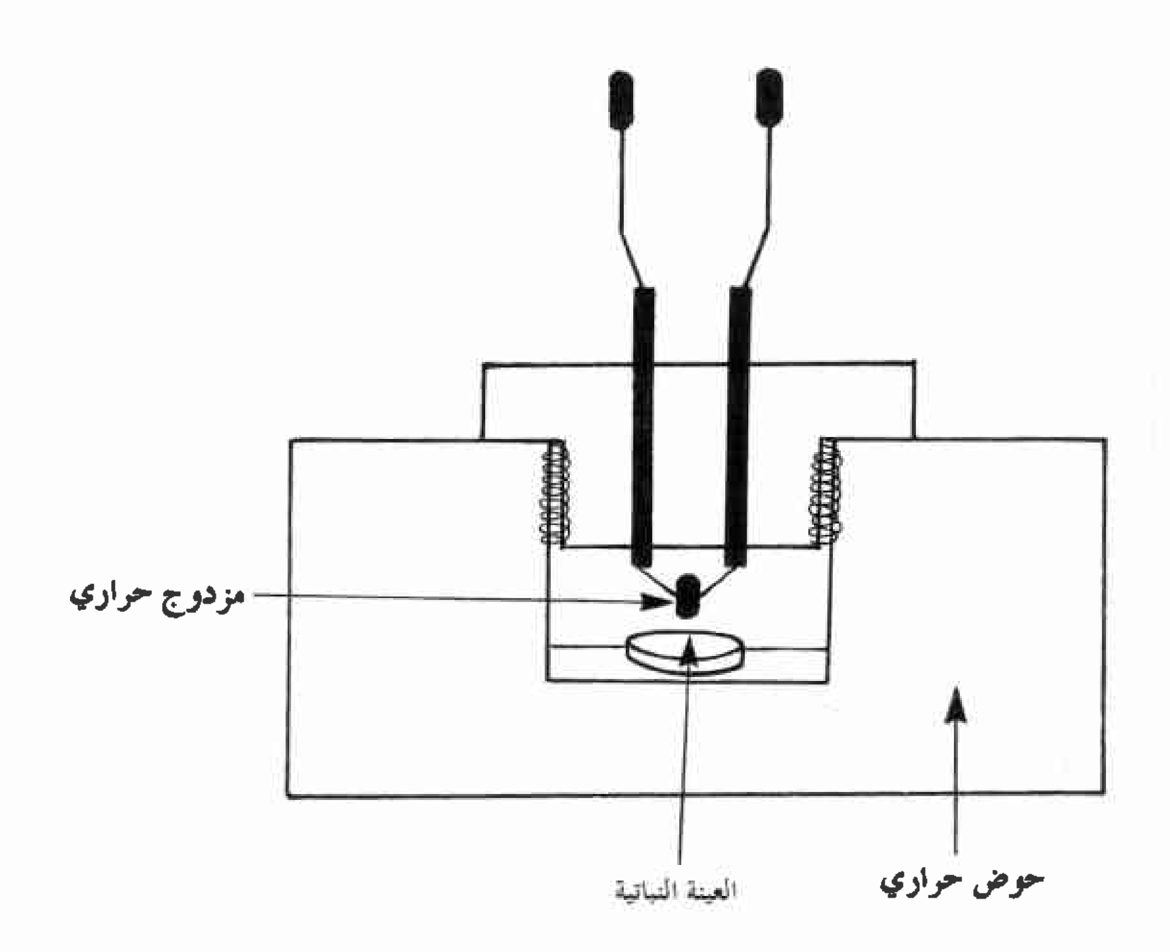
لقياس الجهد الأزموزي للمحاليل المثالية (غير المتأينة) حيث أن ١ مولال يتجمد بدرجة - ٨٦ر١° م ويكون جهده الأزموزي حينئذ مساوياً - ٢٧ر٢ ميجا باسكال.

مقدار الانخفاض بدرجة التجمد ΔT

فعندما تحدد درجة تجمد أي محلول مثالي يمكن تحديد جهده الأزموزي، غير أن المعادلة أعلاه يمكن تطبيقها كذلك على المحاليل المتأينة والعصير الخلوي حيث القيم تقديرية ولذا فإن الطرق الصحيحة لقياس الجهد الأزموزي للمحاليل المتأينة هو إما من معادلة فانت هوف أو باستعمال مقياس الجهد الأزموزي Osmometers. ومن الجدير بالذكر أن هناك عدداً من الأجهزة والطرق قد صممت لقياس الجهد الأزموزي للمحاليل أو العصير الخلوي والتي تعتمد على مبدأ الانخفاض بدرجة التجمد للمحاليل. وأهم تلك الأجهزة Cryoscopic osmometer. ولمزيد من التفاصيل يمكن الرجوع إلى عدد من المراجع المهمة (الوهيبي، ١٩٨٤؛ Hopkins, 1995؛ Taiz and Zeiger, 1998).

٣- استعمال السايكروميتر ذو المزدوج الحراري Thermocouple Psychrometer

ويستعمل هذا الجهاز على نطاق واسع لقياس الجهد المائي للمحاليل وماء التربة أو الجهد المائي للأنسجة النباتية (شكل ٣-١١). وتعتمد فكرة السايكروميتر ذي المزدوج الحراري على أساس أن الجهد المائي لبخار الماء والنسيج النباتي متساويان عند التوازن في حيز معين. وعليه فإنه يمكن قياس الجهد المائي للنسيج النباتي بقياس الضغط البخاري في الحاوي الذي يجمع النسيج النباتي والمزدوج الحراري مع القطرة من المحلول ذي الجهد المائي المعروف. ولمزيد من التفاصيل يمكن الرجوع إلى Hopkins (1995) و Taiz and Zeiger (1998).



شكل (٣-١١)

شكل تخطيطي يوضح السايكروميتر ذو المزدوج الحراري
(Hopkins, 1995)

قياس الجهد المائي ومكوناته للأنسجة النباتية

Measurements of Ψω and Its Components of Plant Tissues

وتتركز الطرق التي استخدمت قديماً حول مسألة الاتزان بين السائل المحيط والنسيج النباتي. وتتحدد الطرق بتغيير طول أو حجم النسيج تبعاً لتغيير الجهد المائي للمحلول.

الجهد المائي

١- تغيرات الوزن و الحجم Changes in Weight and Volume

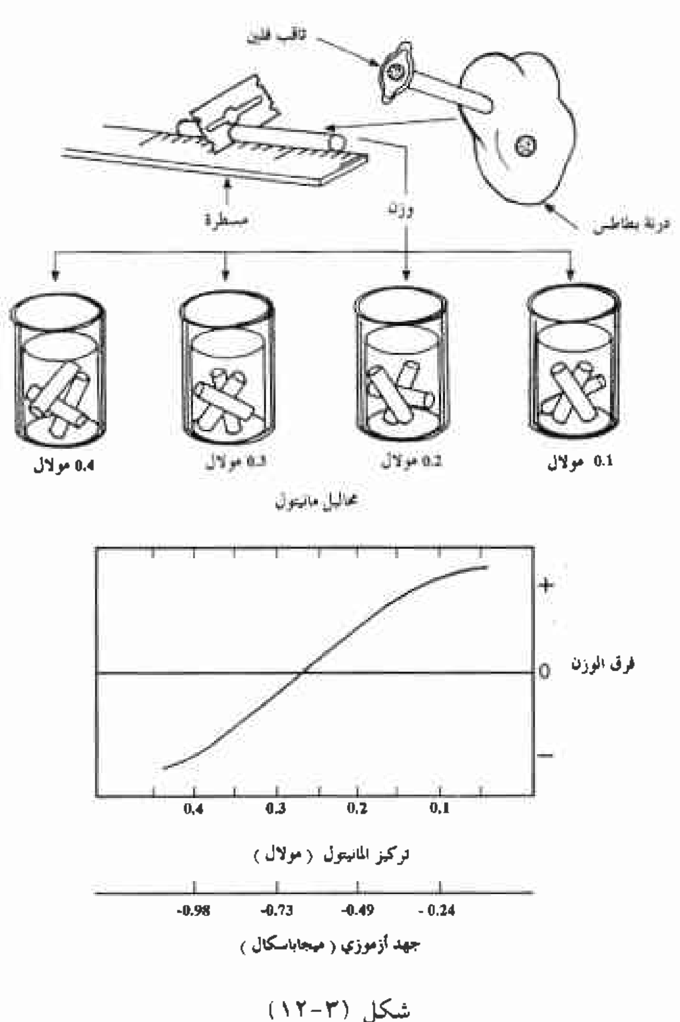
توضع أنسجة نباتية معروفة الوزن أو الحجم أو الطول في محاليل متدرجة معروفة الجهد المائي. وهناك بعض المواد التي يمكن استعمالها في مثل هذه التجارب مثل السكروز أو المانيتول أو محاليل ملحية مثل كلوريد الصوديوم أو كلوريد الكالسيوم أو كلوريد البوتاسيوم، ونظراً لأن مثل هذه المواد قد تنفذ عبر الغشاء وتؤثر على القيم فإنه يُفضل استخدام مادة خافضة للجهد الأزموزي Osmolyte لاتنفذ عبر الغشاء مثل عديد إثيلين الجلايكول Polyethylene glycol (PEG). ويُفضل استعمال محاليل مولالية Molal solutions في مثل هذه التجارب. تترك هذه الأنسجة لفترة من الزمن ثم يعاد قياس الوزن أو الطول أو الحجم. ويحدد مقدار النقصان أو الزيادة بالوزن حيث ترسم على خطوط بيانية كما هو موضح بالشكل (٣-١٢). يحدد الجهد الأزموزي لهذه المحاليل، وفي نهاية التجربة يحدد الجهد الأزموزي للمحلول الذي يكون في حالة توازن مع النسيج وذلك من خلال تحديد التركيز الذي لايسبب أي تغير في قياسات النسيج. وفي هذه الحالة يمكن استعمال معادلة فانت هوف $\Psi s = - miRT$ لتحديد الجهود الأزموزية وبالتالي الجهود المائية للمحاليل المستعملة في التجربة.

٢-طريقة اللون أو الصبغة The Dye Method

أو طريقة شارداكوف Chardakov Method

تعتمد هذه الطريقة على تغير تركيز المحلول الذي يحوي النسيج النباتي نتيجة لدخول أو خروج الماء منه. تحضر تركيزات متدرجة من السكروز ثم توزع على مجموعتين من أنابيب الاختبار. ويضاف أزرق المثيلين (مادة ملونة) إلى إحدى المجموعتين ويوضع في المجموعة الثانية أنسجة نباتية متماثلة تقريباً. تترك الأنسجة داخل المحاليل لفترة من الزمن وترفع بعد ذلك الأنسجة النباتية. تضاف قطرة من المحلول الملون إلى المحلول الذي كان يحوي النسيج النباتي. تضاف القطرة من المحلول الملون

تحت السطح كما هو موضح بالشكل (٣-١٢). فإذا كان النسيج النباتي قد امتص ماء من المحلول فإن كثافة المحلول تزداد وبالتالي فإن قطرة المادة الملونة تميل إلى الطفو. وهذا المحلول يسمى محلول منخفض الأزموزية Hypotonic solution. أما إذا فقد النسيج النباتي ماء فإن كثافة المحلول الخارجي تقل بعملية التخفيف وبالتالي فإن قطرة المادة الملونة تنزل إلى أسفل نتيجة إلى اختلاف الكثافة حيث كثافة المادة الملونة أكثر من المحلول. وهذا المحلول يسمى محلول عالي الأزموزية Hypertonic solution. أما إذا بقت القطرة دون انتشار إلى أسفل أو أعلي وإنما تنتشر بصورة بطيئة إلى كافة الاتجاهات فإن ذلك يعني تماثل الجهد المائي للمحلول والنسيج النباتي. وهذا المحلول يسمى محلول متوازن Isotonic solution وجهده المائي يمثل الجهد المائي للنسيج النباتي.

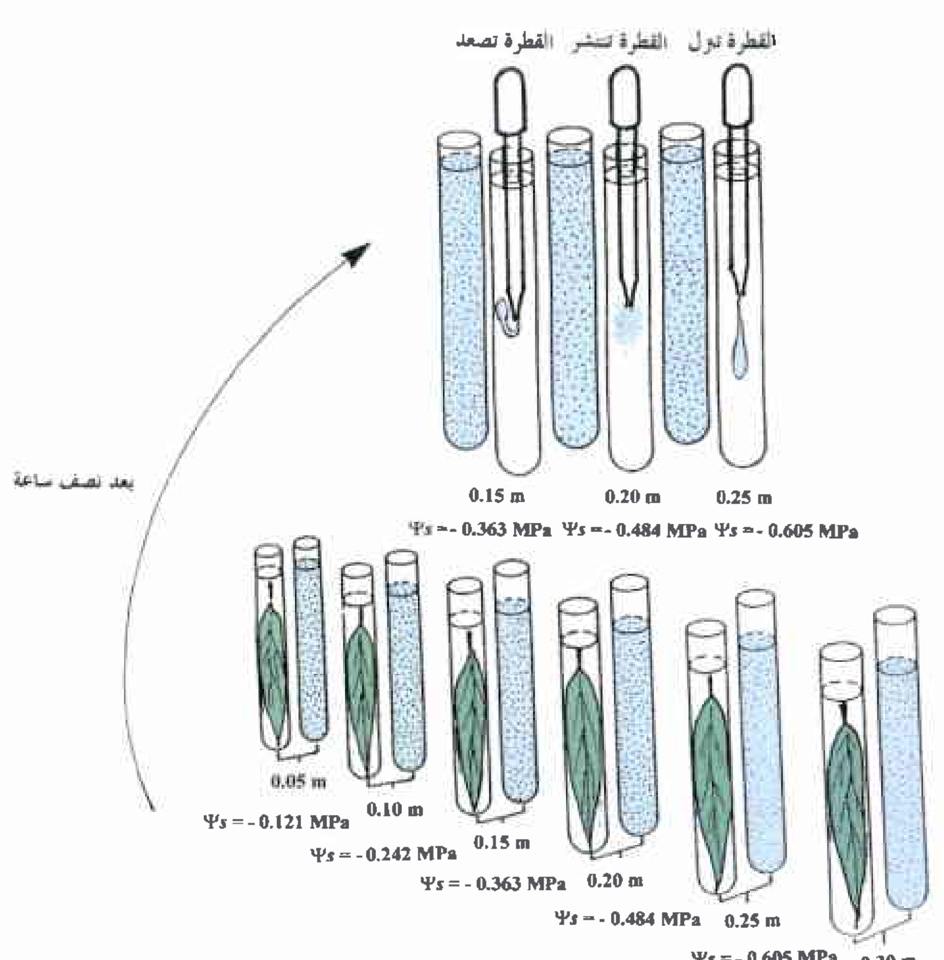


شكل (٣-١٢)

طريقة الوزن أو الطول لقياس الجهد المائي للأنسجة النباتية

(Hopkins, 1995)

١٣



شكل (٣-١٣)

طريقة الصبغة (شارداكوف) لقياس الجهد المائي للأنسجة النباتية

(Salisburry and Ross, 1992)

٣- **طريقة الانحناء** Curvature Method**(انحناء سويقات الأوراق)**

تتلخص هذه الطريقة بأن تقسم سويقات نبات الخروع أو الجيرانيوم الغضة بصورة طولية إلى أربعة أقسام. يُلاحظ تقوس الأجزاء المقطوعة وترسم تلك الأجزاء بشكلها الطبيعي على ورقة. توضع هذه الأجزاء في تركيزات مولالية متدرجة من السكروز داخل أطباق بتري. تترك تلك الأجزاء داخل المحاليل لمدة ٢٠ - ٣٠ دقيقة. ثم تلاحظ التغييرات في تقوساتها حيث هناك ثلاثة احتمالات:

أ - إذا كان الانحناء جهة البشرة قد زاد عن الانحناء الأصلي، فإن ذلك يدل على امتصاص خلايا النخاع للماء. أي أن الجهد المائي للعصير الخلوي أقل من الجهد المائي للمحلول.

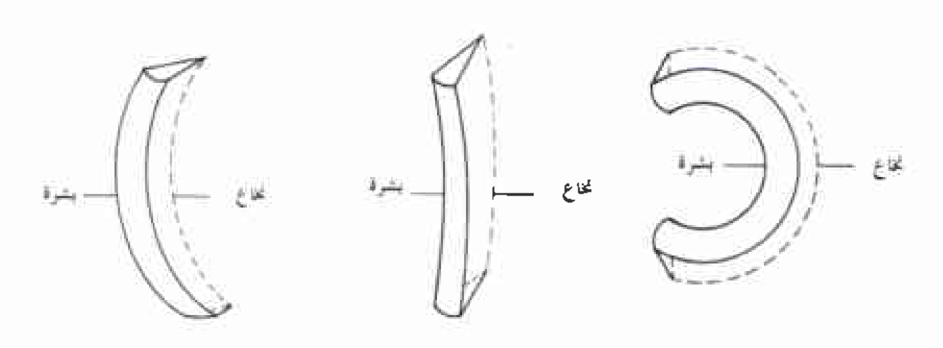
ب - إذا قل الانحناء جهة البشرة مقارنة مع الانحناء الأصلي فإن ذلك يدل على أن خلايا النخاع فقدت ماء بسبب البلزمة. أي أن الجهد المائي للعصير الخلوي أعلى من الجهد المائي للمحلول لذلك فقدت خلايا النخاع ماء.

ج - أما إذا بقت الأجزاء المقطوعة على حالها دون تغيير في درجة انحنائها فإن ذلك يدل على أن خلايا النخاع لم تفقد ولم تكتسب ماء وبالتالي حافظت على درجة انحنائها. وهذا يعني أن الجهد المائي للمحلول كان مساوياً للجهد المائي للنسيج النباتي (لاحظ الشكل ٣-١٤).

وتعد هذه الطرق قديمة ولم تعد تفي لأغراض البحوث والدراسات الدقيقة الذي يتطلب الأمر فيها تحديد الجهد المائي بشكل دقيق. وفي الوقت الحاضر تستعمل طرق حديثة استنبطت في الستينيات وهذه الطرق تستخدم على نطاق واسع في البحوث والدراسات ومن تلك الطرق:

١- طريقة غرفة الضغط Pressure Chamber Method: وتعتمد على فكرة أن الضغط الموازن Balancing pressure المسلط على غصن أو فرع نباتي صغير والذي يؤدي إلى إعادة العصير النباتي للظهور من الجزء المقطوع يساوي عددياً مقدار الجهد المائي للنسيج (شكل ٣-١٥).

٢- طريقة السايكروميتر ذو المزدوج الحراري Thermocouple Psychrometer Method: وتعتمد هذه الطريقة على أساس أن الضغط البخاري النسبي لمحلول أو مادة نباتية حية يُنسب إلى جهده المائي تبعاً للمعادلة الآتية:



محلول منخفض الازموزية
Hypotonic solution

محلول متوازن
Isotonic solution

محلول عالي الازموزية
Hypertonic solution

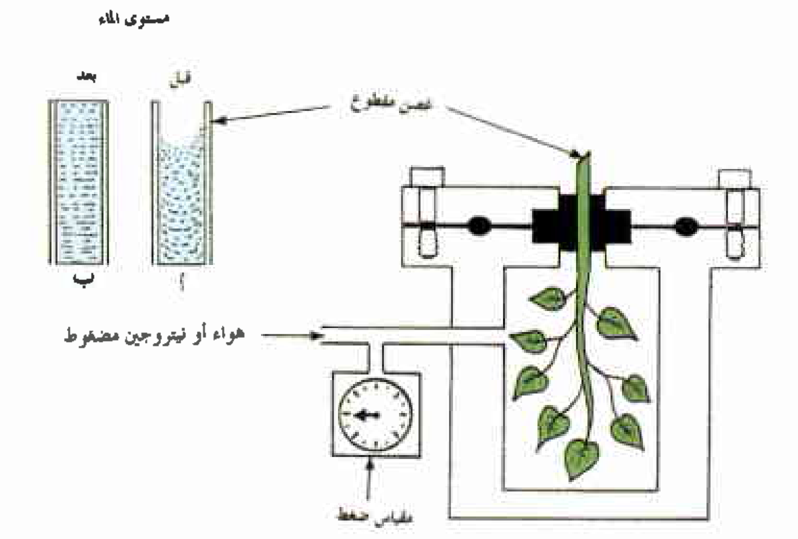
شكل (٣-١٤)

أشكال تخطيطية تبين طريقة انحناء السويقة لقياس الجهد المائي للأنسجة النباتية

أ Ψ cell < Ψ sol.

ب Ψ cell = Ψ sol.

ج Ψ cell > Ψ sol.



شكل (٣-١٥)

شكل توضيحي يبين طريقة غرفة الضغط لقياس الجهد المائي للنسيج النباتي
(Hopkins, 1995)

$$\Psi\omega = \frac{RT}{V} \ln \frac{P}{P^{o}}$$

الجهد المائى	$\Psi\omega$
ثابت الغازات	R
درجة الحرارة المطلقة	T
الحجم المولاري الجزيئي للماء	V
الضغط البخاري للماء في المحلول أو النسيج النباتي	P
الضغط البخاري للماء النقي	P^{o}

(لاحظ الشكل ٣-١١)

الجهد الازموزي

هناك عدة طرق لقياس الجهد الأزموزي منها:

١- طريقة البلزمة Plasmolytic Method

حيث يكون Ψp عند البلزمة مساوياً صفراً ويكون حينئذ $\Psi\omega = \Psi s$ وأن الجهد الأزموزي للمحلول الذي يسبب البلزمة الابتدائية Incipient plasmolysis هو الذي يمثل الجهد الأزموزي للعصير الخلوي. والبلزمة ظاهرة انسحاب البروتوبلاست من جدار الخلية وانكماشه بسبب وجود الخلية في محلول ذي جهد مائي أقل من الجهد المائي لتلك الخلية. ويمكن عمل تجربة بسيطة لهذا الغرض حيثُ يمكن تحضير سلسلة من تركيزات متدرجة من السكروز. توضع أنسجة نباتية مثل بشرة البصل أو بشرة أوراق أحد النباتات في تلك المحاليل. وبعد فترة نصف ساعة تقريباً تفحص تلك الأنسجة لملاحظة أية تغيرات في بروتوبلاست الخلايا. تسجل النسبة المئوية للخلايا التي حصل بها بلزمة. ويمكن تحديد البلزمة الابتدائية في النسيج النباتي عندما تكون ٥٠٪ من الخلايا قد حصل بها بلزمة.

٢- استخدام مقياس الجهد الازموزي Osmometer

تتلخص هذه الطريقة باستخلاص العصير الخلوي وقراءة الجهد الأزموزي بجهاز مقياس الجهد الأزموزي المصمم حسب الانخفاض بدرجة الانجماد. وعادة تكون وحدات قياس هذا الجهاز مل أوزمول Milliosmol التي يمكن تحويلها إلى الوحدات المعروفة مثل جو أو بار أو ميجا باسكال.

١٥

٣- الطريقة السايكرومترية Psychrometric Method

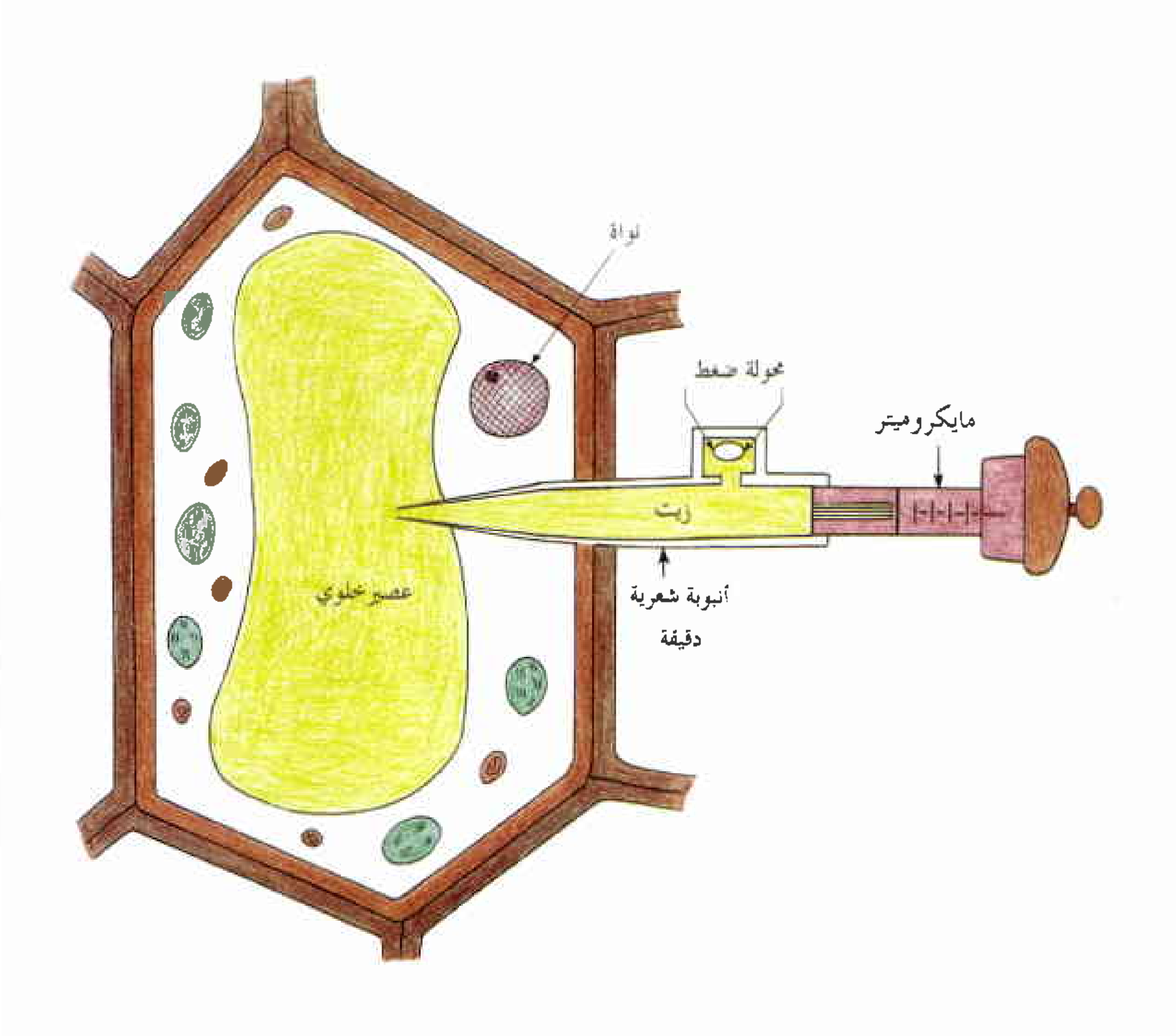
وهذه الطريقة التي سبق ذكرها في قياس الجهد المائي للأنسجة النباتية حيث في هذه الحالة يوضع عصير مستخلص بدلاً من نسيج نباتي.

جهد الضغط

لاتوجد طريقة دقيقة مباشرة يمكن الاعتماد عليها في الوقت الحاضر حيث من الناحية النظرية يمكن استخدام مانوميتر دقيق Micromanometer غير أن ذلك صعباً من الناحية العملية (شكل ٣-١٦). وفي الوقت الحاضر يُقاس جهد الضغط من خلال حساب الفرق بين الجهد المائي والجهد الأزموزي لذات النسيج ويفضل استعمال الجهاز نفسه لقياسهما للإقلال من الأخطاء التجريبية.

$$\Psi\omega = \Psi s + \Psi p$$

بالرغم من صعوبة الطريقة المباشرة لقياس جهد الضغط إلا أن هناك محاولات جادة بهذا الصدد. لقد استنبطت طريقة قياس جهد الضغط لأول مرة عام ١٩٦٧، حيث صُمم مانوميتر دقيق Micromanometer لقياس الضغط الانتفاخي في خلايا كبيرة مثل طحلب نايتيلاً *Nitella*. وفي عام ١٩٧٤ صُمم جهاز لغرض قياس الضغط الانتفاخي في الخلايا الراقية. وهذا التصميم مؤلف من مقياس دقيق أومايكروميتر Micrometer مرتبط بأنبوبة شعرية مملوءة بزيت. والأنبوبة الأخيرة متصلة بمحولة ضغط Pressure transducer التي تقوم بتحويل الضغط إلى طاقة كهربائية والتي يمكن أن تُضخم وتظهر في المقياس. وحينما ينفذ المانوميتر إلى الخلية يسيل السائل الخلوي من فجوة الخلية إلى الأنبوبة الشعرية. وبتدوير مفتاح المقياس الدقيق Micrometer فإن السايتوبلازم يرجع إلى طرف الأنبوبة الشعرية حيث تستعيد الخلية حجمها الطبيعي. وعند هذه النقطة فإن الضغط داخل الخلية يُوازَن بالضغط في المانوميتر حيث يمكن ملاحظة ذلك في قراءة الضغط بواسطة محولة الضغط (شكل ٣-١٦).



شكل (٣-١٦)

شكل توضيحي يبين مانوميتر دقيق لقياس تغيرات الضغط في الخلايا الصغيرة
(Hopkins, 1995)

 ١٦

التشرب Imbibition

وهو صورة من صور الانتشار، وهو حركة الماء أو المذيب عندما يكون هناك فرق في الجهد المائي بين المادة المشرِّبة (الماء مثلاً) والمادة المتشرَّبة Imbibant ولايكون ذلك عبر أغشية. وهذه الظاهرة عبارة عن عملية امتزاز أوتجمع سطحي Adsorption للمذيبات على أسطح الدقائق ذات الطبيعة الغروانية وتقييد الماء نتيجة لذلك. ويسبب تشرب المواد ضغطاً عند وضع المادة المتشربة في حيز محدود نتيجة للزيادة الكبيرة في حجم المادة المتشربة (شكل ٣-١٧). وهناك شرطان لحدوث التشرب:

١- وجوب حصول تدرج في الجهد المائي بين المادة المشرِّبة والمادة المتشربة.

٢- أن يكون هناك نوع من الأُلفة أو التجاذب بين النظامين. فقد تتشرب قطعة الخشب بالماء ولكن لايمكن أن تتشرب قطعة المطاط بالماء. ولكن يمكن أن يكون ذلك التشرب بين المطاط ومذيب عضوي كالإيثر Ether.

ولابد من تحديد العلاقات المائية لهذه الظاهرة، ذلك أن القوى التي تحدد الجهد المائي ترتبط بطبيعة المواد الموجودة. ففي البذور الجافة أو قطعة الخشب لاتوجد مواد تشكل محاليل وإنما مواد ذات طبيعة غروانية مثل السليلوز أو حبيبات النشا. وهذا يعني أن جهد الغروانيات يؤدي دوراً مهماً في تحديد الجهد المائي. إن أهمية الجهد الأزموزي في مثل أنظمة البذور الجافة أو قطع الخشب تصبح متلاشية، وجهد الضغط أو الضغط الانتفاخي لتلك الأنظمة ليس بذات أهمية بسبب عدم عزل المواد المتشربة عن المواد المشرِّبة بوساطة أغشية ذات نفاذية اختيارية. لذلك فإن الجهد المائي للبذور الجافة وقطع الخشب يتحدد بصورة رئيسية بجهد الغروانيات. فالمعادلة:

$$\Psi\omega = \Psi s + \Psi p + \Psi m$$

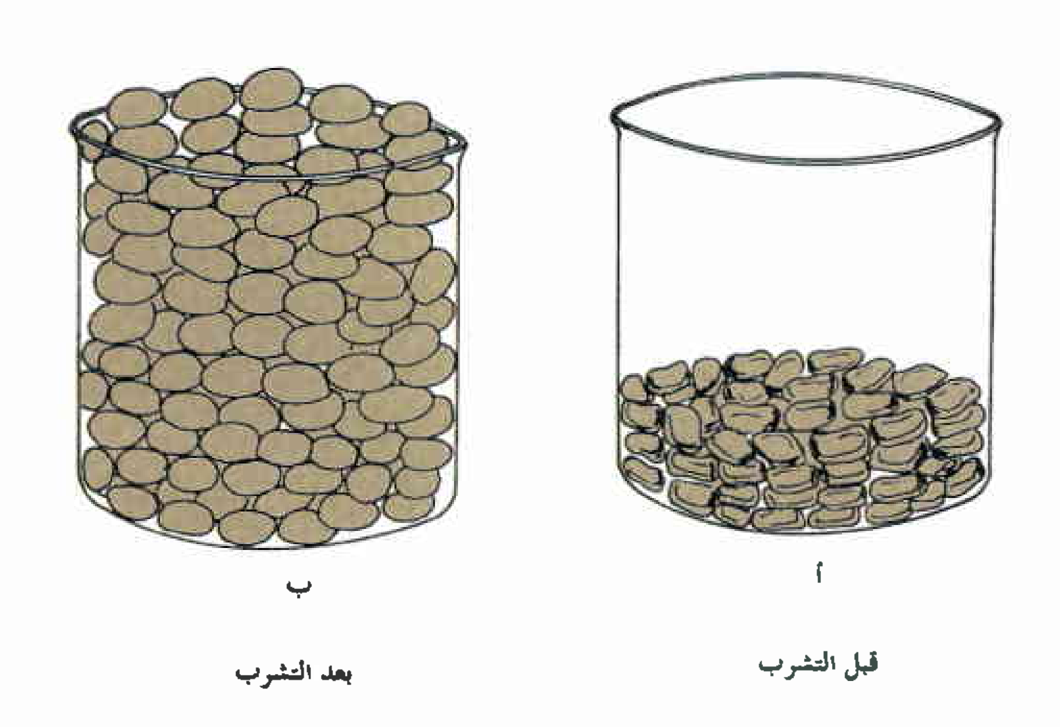
تصبح $\Psi\omega = \Psi m$

وذلك لعدم أهمية $\Psi s , \Psi p$

ومن الظواهر التي يمكن التأكيد عليها في عالم النبات والتي توضح ظاهرة التشرب هي:

١- أثناء عملية نقل الماء من الجذر إلى الورقة، فإن جزءاً كبيراً من عملية النقل يكون عبر تشرب الجدر الخلوية نتيجة للفرق في الجهد المائي بين الأنسجة في الورقة والساق والجذر نتيجة لتأثير عملية النتح مثلاً.

٢- أثناء عملية الإنبات، فإن عملية التشرب ذات أهمية كبيرة لبدء عملية إنبات البذور حيث أن فعالية الإنزيمات لاتكون واضحة إلا عندما تتشرب البذور بالماء.



شكل (٣-١٧)

ظاهرة التشرب حيث يلاحظ زيادة حجم البذور بعد حصول عملية التشرب

ومن الجدير بالملاحظة والتنويه هو حصول ضغط ناشيء عن تشرب المواد الغروانية مثل البذور الجافة أو الخشب وهذا يسمى بالضغط التشربي Imbibition pressure. وهو أعلى ضغط كامن يمكن أن ينشأ في المادة المتشربة عند وضعها في مذيب نقي (الماء مثلاً). ولهذه الظاهرة أهمية كبيرة في تمزيق قصرة البذور المتشربة لتسهيل بزوغ جنين البذرة أثناء الإنبات أو في تفتيت الصخور القوية الكبيرة حيث عند وضع قطع من الخشب الجافة بين الصخور وتشبع هذه القطع بالماء من شأنه أن يُنشيء ضغطاً كبيراً قد يصل إلى ٣٠ ميجا باسكال وهذا كافٍ لتكسير الصخور. كذلك تحصل تغيرات في الطاقة خلال عملية التشرب حيث ترتفع درجة حرارة المحلول المشرِّبْ نتيجة للامتزاز الشديد لجزيئات الماء حيثُ أن بعض الطاقة الحركية



Kinetic energy لتلك الجزيئات تُفقد بشكل حرارة، ذلك أن طاقة جزيئات الماء تُفقد أثناء امتزازها على سطوح المادة الغروانية وذلك بفقد الروابط الهيدروجينية جزءاً من طاقتها بشكل حرارة.

قياس جهد الغروانيات للبذور الجافة Measurement of Ψm of Dry Seeds

يمكن قياس Ψm للبذور الجافة بطريقة تحديد تركيز المحلول الموازن لنسيج البذور. توضع بذور جافة معروفة الوزن في تركيزات معروفة من محاليل السكروز أو كلوريد الصوديوم وتترك البذور لفترة من الزمن ثم يُعاد وزنها ثم تحدد التركيزات الموازنة التي لم تُحدث أي تغير في وزن البذور. إن الجهد المائي للمحلول الذي لايُحدث أي تغير في الوزن يُناظر الجهد المائي للبذور وبالتالي جهد الغروانيات. وهذه الطريقة تحتاج إلى استعمال تركيزات عالية جداً من المحاليل، ذلك أن جهود الغروانيات للبذور الجافة قد تصل إلى عدة مئات من وحدات الضغط (ميجا باسكال MPa-).

العوامل المؤثرة في معدل ومدى التشرب

١- درجة الحرارة: تؤثر درجة الحرارة على معدل عملية التشرب لكنها لاتؤثر على كمية الماء المتشرب. ويمكن إجراء بعض التجارب لتوضيح ذلك باستعمال بذور جافة توضع في ماء تحت درجات حرارية مختلفة.

٢- الجهد الأزموزي للمادة المشرِّبة: إن هبوط الجهد الأزموزي للمادة المشرِّبة من شأنه أن يسبب نقص في معدل التشرب. ويوضح الجدول (٣-٢) تأثير الجهد الأزموزي للمحلول المشرِّب على تشرب بذور نبات الشبيط *Xanthium*.

جدول (٣-٢)

تأثير الجهد الأزموزي على مقدار التشرب لبذور نبات الشبيط *Xanthium*

تركيز كلوريد الصوديوم (مولال)	الجهد الأزموزي لكلوريد الصوديوم (ميجا باسكال)	جم ماء/ ١٠٠ غم بذور جافة
ماء مقطر (صفر)	صفر	٥٢
١ر٠	- ٤ر	٤٦
٥ر٠	- ٩ر١	٣٩
٠ر١	- ٨ر٣	٢٧

(Devlin and Witham, 1983)

الفصل الرابع

العلاقات المائية للنبات

Plant-Water Relations

يمكن تطبيق ذات المبادىء والآليات الخاصة بالخلية النباتية المنفردة أو النباتات البدائية على النباتات الراقية، حيث امتصاص الماء من التربة إلى الجذور وحركته بعد ذلك بين خلايا النبات الواحد تكون على أساس الفرق في الجهد المائي. إن متابعة حركة الماء من التربة إلى الجذور وإلى الساق والورقة ومن ثم فقد الماء من الورقة بعملية النتح تحتاج إلى مناقشة الآليات المختلفة التي تفسر حركة الماء في هذا النظام. وعليه يمكن تتبع مسار الماء داخل النبات كما يلي:

١- امتصاص الماء Water absorption

٢- صعود الماء في نسيج الخشب Ascent of water in the xylem tissue

٣- النتح Transpiration

إمتصاص الماء Water Absorption

يحدث معظم امتصاص الماء في المنطقة القريبة من طرف الجذر وبالذات في منطقة الشعيرات الجذرية (شكل ٤-١) ويكون ذلك وفق ذات الأسس التي شرحت سابقاً من منطقة الجهد المائي العالي في محلول التربة إلى منطقة الجهد المائي المنخفض في خلايا الجذر. ويُمتص قليل من الماء في قمة الجذر (منطقة القمة النامية) وكذلك في المنطقة مكتملة النمو، حيث يواجه الماء مقاومة شديدة في منطقة القمة النامية بسبب كثافة البروتوبلازم العالية، وفي المنطقة مكتملة النمو تختفي الشعيرات الجذرية وتترسب مواد السيوبرين Suberin والكيوتين Cutin على البشرة حيثُ تتكون طبقة بشرة خارجية Exodermis، فضلاً عن زيادة ترسيب شريط كاسبار Casparian strip في جدر خلايا البشرة الداخلية أوالأندوديرمس Endodermis وبالتالي منع نفاذ الماء.



عمود وعائي
قشرة
البشرة الداخلية
خشب مكتمل النمو
خشب غير مكتمل النمو
لحاء مكتمل النمو
لحاء غير مكتمل النمو
مرستيم قمي
قبعة الجذر
ب
منطقة الشعيرات الجذر
منطقة الاستطالة
فلقة
أ
شريط كاسبار
البشرة الداخلية
دائرة محيطة
عمود وعائي
لحاء
خشب
قشرة
البشرة
شعيرة جذرية
دقائق تربة
ج

شكل (٤-١)

(أ) الشعيرات الجذرية حيث أن معظم الماء الممتص يكون في هذه المنطقة

(ب) شكل تخطيطي يوضح مناطق طرف الجذر

(ج) شكل تخطيطي يوضح قطاع عرضي في منطقة الشعيرات الجذرية

يدخل الماء الشعيرات الجذرية وإلى منطقة القشرة ويكون مسار الماء خلال هذه المنطقة وفق المسارين الآتيين:

أ - عن طريق نظام السايتوبلازم أوالنظام الحي Symplast حيث يتحرك الماء عبر السايتوبلازم والخيوط البلازمية Plasmodesmata إلى الخلايا الأخرى مروراً بالفجوات.

ب - عن طريق نظام الجدر الخلوية Apoplast مروراً بالمساحات البينية Intercellular spaces . (لاحظ الشكل ٤-٢).

وعندما يصل الماء إلى البشرة الداخلية فإن الماء يدخل خلال السايتوبلازم تاركاً الجدر الخلوية للقشرة وذلك بسبب وجود شريط كاسبار في جدر البشرة *الداخلية*، غير أنه في بعض النباتات (ذوات الفلقة الواحدة) توجد خلايا رقيقة الجدر في البشرة الداخلية ـ تسمح بمرور الماء بسهولة عن طريق الجدر الخلوية أو السايتوبلازم ـ تسمى خلايا المرور Passage cells. كذلك فإن استمرار إيصال الماء إلى الاسطوانة الوعائية من القشرة قد يحدث عند نقطة تكوين الجذوُر الجانبية، حيث تأكد ذلك في تجارب أجراها Peterson وزملائه عام ١٩٨١ على نباتات الذرة والفول. فالفروع الجذرية الناشئة من الدائرة المحيطة Pericycle تقوم بتمزيق شريط كاسبار وبالتالي تسهل دخول الماء إلى الاسطوانة الوعائية ولو إلى حين. وبوصول الماء إلى الاسطوانة الوعائية فإنه يتحرك في نسيج الخشب إلى أعلى متأثراً بعوامل ناشئة في أنسجة الورقة حيث أن فقد الماء بعملية النتح من شأنه أن يخفض الجهد المائي وبالتالي يساعد في حركة الماء من الجذر عبر الساق إلى الورقة. كذلك فإن اندفاع الماء للاسطوانة الوعائية من شأنه إحداث ضغط يساعد في رفع الماء إلى أعلى وهذا مايسمى بالضغط الجذري Root pressure والذي سيلي الحديث عنه.

آلية امتصاص الماء Mechanism of Water Absorption

تجري عملية امتصاص الماء وفق الآلية الأزموزية، وهذا يعني أن الماء يتحرك من منطقة الجهد المائي العالي في محلول التربة إلى منطقة الجهد المائي المنخفض في أنسجة الجذر. وينشأ هذا التدرج في الجهد المائي في هذا النظام نتيجة لنوعين من التأثيرات:

أ - تأثير النتح Effect of Trnspiration

يحدث هذا النوع من التأثير نتيجة لقوى ناشئة في الجو أو في أنسجة الورقة، فعندما يُفقد الماء بعملية النتح لابد من تعويضه من خلال امتصاصه من الجذر عبر الساق. وإن فقد الماء من الأوراق يعني هبوط محتوى الماء وبالتالي يصبح الجهد المائي

أكثر سالبية (منخفضاً) في أنسجة الورقة. وينتقل التأثير من الورقة إلى الساق والجذر حيث ينتقل الماء من منطقة الجهد المائي العالي في الجذر والساق إلى منطقة الجهد المائي المنخفض في الورقة. كذلك ينتشر الماء من محلول التربة إلى أنسجة الجذر بسبب التدرج في الجهد المائي ووفق ذات الأسس التي ذكرت أعلاه. وعليه فإن هذا النوع من الامتصاص يحدث بتأثير قوى ناشئة في الورقة وبتأثير عملية النتح.

ب -تأثير تراكم الذائبات Effect of Solute Accumulation

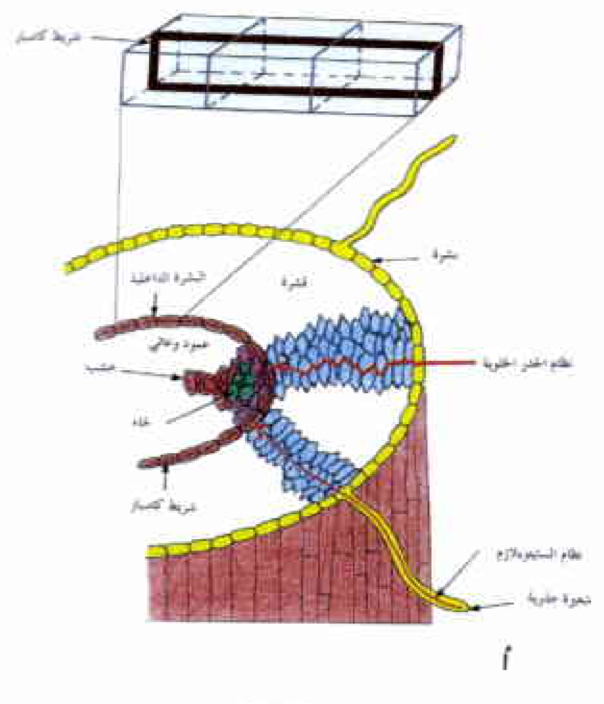
يحدث تدرج في الجهد المائي بين محلول التربة وأنسجة الجذر نتيجة لامتصاص الأيونات امتصاصاً نشطاً (صرف طاقة بشكل ATP). وهذا من شأنه أن يُحدث هبوطاً في الجهد الأزموزي والجهد المائي وبالتالي إلى الإسراع في امتصاص الماء ودخوله الاسطوانة الوعائية ونشوء ضغط يدفع الماء والأيونات إلى أعلى وهذا مايسمى بالضغط الجذري Root pressure. وعليه يكون امتصاص الماء في منطقة الجذر بالآلية الأزموزية بعد امتصاص الذائبات بالآلية النشطة. ويمكن التصور بأن هذه الآلية قد تسود في ظروف غياب تأثير النتح (خلال الليل مثلاً). وقد أشارت التقارير والبحوث أن شمول صرف الطاقة في عملية امتصاص الماء في منطقة الجذر يتأتى من خلال بعض الأدلة وأهمها:

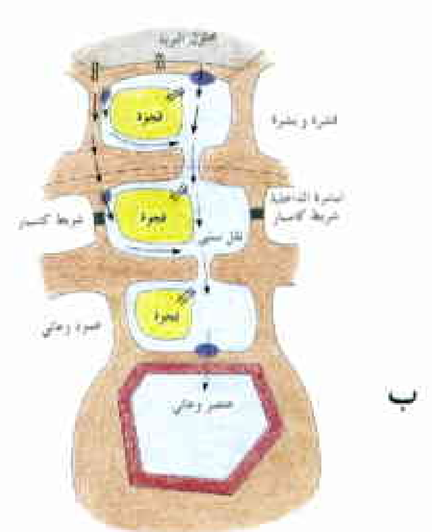
أ - تعاق عملية امتصاص الماء باستعمال المثبطات التنفسية مثل ثنائي نايترو فينول Dinitrophenol والأزايد Azide ومركبات الزرنيخ Arsenic compounds والسيانيد Cyanide.

ب - الظروف اللاهوائية تعيق امتصاص الماء من قبل الجذور.

ج - درجات الحرارة المنخفضة من شأنها تقليل امتصاص الماء في منطقة الجذر.

د - قتل الجذور بتعريضها إلى ماء يغلي من شأنه أن يخفض مقاومة امتصاص الماء في منطقة الجذر مما للجذور الحية. وبالتالي فإن الجذور المقتولة بهذه الطريقة تسمح لامتصاص كميات كبيرة من الماء مما في حالة الجذور الحية.





شكل (٤-٢)

(أ) شكل تخطيطي عام يوضح مسار الماء والأيونات قطرياً

(ب) شكل تفصيلي يوضح مسار الماء والأيونات في نظام الجدر الخلوية Apoplast ونظام السايتوبلازم Symplast

(الأسهم في الدوائر توضح النقل النشط للأيونات)

العوامل المؤثرة في امتصاص الماء Factors Affecting Water Absorption

هناك مجموعة من العوامل التي تؤثر في امتصاص الماء كما يلي:

١- تركيز محلول التربة Concentration of Soil Solution: إن انخفاض الجهد المائي لمحلول التربة يقلل من معدل ومقدار امتصاص الماء. ولكي يتم الامتصاص بكفاءة عالية لابد من أن يكون التدرج في الجهد المائي لصالح دخول الماء إلى أنسجة النبات. وعندما ينخفض الجهد المائي للتربة إلى درجة يتوقف عندها امتصاص الماء فإن النبات يعاني من عجز شديد بالماء وتوصف هذه الحالة بالجفاف الفسيولوجي Physiological drought. والنبات يمكن أن يموت عندما لايستطيع التغلب على هذه الحالة. لكن بعض النباتات خصوصاً النباتات الملحية والجفافية، تتغلب عادة على النقص والهبوط الشديد في الجهد المائي لمحلول التربة وذلك بخفض الجهد الأزموزي (في عملية التنظيم الأزموزي Osmoregulation) لعصيرها الخلوي بطريقتين:

(أ) زيادة امتصاص الأيونات وهذا مايحدث بصورة رئيسية في الأراضي المالحة حيث أن النبات يمتص الأيونات حتى لو كانت ضارة وبالتالي فإن الجهد المائي للعصير الخلوي ينخفض كثيراً ويؤدي بالتالي إلى استمرار امتصاص الماء. ولايغيب عن البال أن هذه العملية تكون على حساب نمو وإنتاجية النباتات حيث أن الأيونات الممتصة في معظمها تكون سامة وضارة على الأيض فضلاً عن صرف طاقة كبيرة لامتصاص الماء.

(ب) التعجيل في بناء المواد الذائبة العضوية أو تكوينها من مواد معقدة، حيث يقوم النبات بهدم البروتينات والكربوهيدرات إلى أحماض أمينية أو سكريات ذائبة تساهم في خفض الجهد المائي وبالتالي إبقاء التدرج في الجهد المائي لصالح دخول الماء إلى داخل النبات. وهذا يحدث بصورة خاصة في النباتات المعرضة للإجهاد المائي كما يحدث أيضاً في النباتات المعرضة للملوحة.

إن خفض الجهد الأزموزي والمائي بهاتين الطريقتين يتطلب صرف طاقة ويكون على حساب نمو وإنتاجية النباتات لذلك لايمكن للمرء أن يستغرب هبوط نمو وإنتاجية النباتات المعرضة لظروف الجفاف والملوحة.

٢- تهوية التربة Soil Aeration: يكون امتصاص الماء كفوءاً من التربة جيدة التهوية حيث عندها يكون الامتصاص سريعاً. أما التربة غير جيدة التهوية فإنها تعيق عملية امتصاص الماء للأسباب الآتية:

(أ) قلة الأكسجين تسبب إعاقة النمو وإعاقة العمليات الحيوية ومنها عملية الامتصاص النشط Active absorption للأيونات والعناصر الغذائية الضرورية لأنها

تحتاج إلى الأكسجين لإنتاج الطاقة.

(ب) تراكم ثاني أكسيد الكربون (بشكل حامض الكربونيك H_2CO_3) في التربة يسبب ضرراً كبيراً أكثر من ضرر نقص الأكسجين. ذلك أن زيادة ثاني أكسيد الكربون تسبب زيادة في لزوجة البروتوبلازم وتقليل النفاذية وإنقاص قدرة الجذور على الامتصاص.

٣- الماء الميسور للتربة Water Availability in the Soil : يقوم النبات بامتصاص الماء عند مستوى معين من محتوى الماء في التربة. ويمكن تحديد هذا المستوى بنقطتين:

(أ) النسبة المئوية للذبول الدائم Permanent wilting percentage: وهي النقطة التي عندها لايستطيع النبات أن يمتص ماء وتظهر عندها أعراض الذبول الدائم. والذبول الدائم هو عندما لاتستعيد الأوراق ضغط امتلائها حتى لو وضعت ٢٤ ساعة في جو مشبع ببخار الماء. وتبلغ قيمة جهد الغروانيات Ψm للتربة عند هذه النقطة حوالي – ١ر٥ ميجا باسكال لكن النسبة المئوية لرطوبة التربة تختلف حسب نوعية التربة حيث تبلغ ٢ر٢٪ في التربة الرملية و ٦ر١٢٪ في التربة الطفالية الغرينية و ٢ر٢٦ في التربة الطينية. وقد يظهر الذبول على بعض النباتات خاصة في فصل الصيف إذا كان معدل النتح يفوق كثيراً معدل الامتصاص (الذبول الأولي Incipient wilting) ولكن المقصود هنا في الأحوال الطبيعية من النتح والامتصاص. ويشفى النبات عادة من هذا الذبول عند غروب الشمس حيث تنخفض درجة الحرارة وتهبط عملية النتح وتستمر عملية امتصاص الماء على نفس الوتيرة السابقة.

(ب) السعة الحقلية Field capacity: وهو المحتوى المائي للتربة بعد سقيها بالماء وتشبعها بالرطوبة حتى يتوقف نضح الماء الزائد منها. وأن كمية الماء التي تحويها التربة مابين السعة الحقلية والنسبة المئوية للذبول الدائم تسمى بالماء الشعري Capillary water، وتختلف كمية هذا الماء ومداه حسب نوع التربة التي ينمو عليها النبات. وتبلغ قيمة جهد الغروانيات للتربة عند السعة الحقلية حوالي ٠ر٠٣ ميجا باسكال كما تختلف النسبة المئوية للرطوبة حسب نوعية التربة فتبلغ ٥ر٤٪ في التربة الرملية و ٤ر١٨٪ في التربة الطفالية الغرينية و ١ر٤٥٪ في التربة الطينية.

٤- معدل النتح في النبات Transpiration Rate: تسبب زيادة معدل النتح نقصاً في الجهد المائي وبالتالي فإن التدرج الحاصل في الجهد المائي يكون لصالح دخول الماء إلى النبات.

٥- **خصائص المجموع الجذري Properties of Root System** هناك نوعان من المجموع الجذري:

(أ) المجموع الجذري الذي يخترق التربة عميقاً مثل الجذور الوتدية Tap roots.

(ب) المجموع الجذري الذي يشكل شبكة كثيفة من الجذور المتفرعة والذي يغطي منطقة واسعة قرب سطح التربة.

كذلك فإن تقدم الجذور بالعمر يقلل من قدرتها على الامتصاص حيث تغطي مادة السيوبرين جدر الخلايا في منطقة الجذر وهذا يشمل منطقة البشرة الداخلية Endodermis أو المنطقة الخارجية للجذر (البشرة الخارجية Exodermis). وعندما تغطي مادة السيوبرين خلايا البشرة الخارجية بشكل تام فإن امتصاص الماء يحصل في هذه الحالة من خلال العديسات Lenticels فضلاً عن الكسور الموجودة حول فروع الجذور والجروح (في حالة وجودها).

ويمكن القول بأن المجموع الجذري يختلف اختلافاً كبيراً بين النباتات وأن مدى اختراقه للتربة وكثافته إضافة إلى الخصائص التشريحية هي التي تؤدي دوراً مهماً في عملية الامتصاص.

٦- **الظروف المناخية Climatic Conditions**: تؤثر الظروف المناخية مثل درجة الحرارة والضوء وسرعة الرياح والرطوبة النسبية في امتصاص الماء، إلا أن تلك التأثيرات في طبيعتها غير مباشرة. تؤثر درجة حرارة الجو في امتصاص الماء من خلال تأثيرها في درجة حرارة التربة، وغالباً ماتكون حرارة التربة مرتبطة ومقاربة لدرجة حرارة الجو. وبصورة عامة ينخفض معدل امتصاص الماء بانخفاض درجة حرارة التربة ويزداد بارتفاعها. وتؤثر درجة الحرارة المنخفضة في معدل امتصاص الماء من خلال تأثيرها في خفض معدل انتشار الماء وخفض نفاذية الأغشية الخلوية وهبوط العمليات الأيضية وهبوط نمو الجذور فضلاً عن زيادة لزوجة الماء. ويمكن أن يهبط معدل الامتصاص تحت ظروف درجات الحرارة المنخفضة من خلال الهبوط في معدل النتح. ومن جانب آخر، فإن تأثير درجة الحرارة العالية لم يدرس بشكل وافي إلا أنها تسبب زيادة في الطاقة الحركية للمادة وزيادة معدل عملية النتح. وفي الحقيقة بأن الامتصاص يزداد إلى حد معين وأن زيادة أخرى في درجة الحرارة من شأنها أن تسبب تأثيراً سلبياً في امتصاص الماء حيث أن مجمل الفعاليات الأيضية قد تتأثر بشكل سلبي تحت تلك الظروف. ويمكن للطالب الرجوع إلى الفصل السابع عشر لمزيد من التفاصيل.

كذلك، يسبب الضوء فتح الثغور في معظم النباتات وفقد الماء بعملية النتح وحصول تدرج في الجهد المائي وبالتالي الإسراع في عملية صعود الماء من الجذور إلى الأوراق عبر الساق لتعويض الماء المفقود، وهذا يؤدي إلى تعجيل عملية امتصاص الماء

في منطقة الجذور. وفي الحقيقة بأن أي عامل يؤثر في عملية النتح يمكن أن يؤثر في امتصاص الماء وهذا ماينطبق أيضاً على سرعة الرياح والرطوبة النسبية. فالرياح تزيد من معدل النتح بسبب إزاحة البخار الخارج من الورقة، كما يزداد بخار الماء الخارج من الثغور كلما كان الفرق كبيراً بين الضغط البخاري في الغرف الهوائية Air chambers في الورقة والضغط البخاري للهواء الخارجي.

صعود الماء في نسيج الخشب

Ascent of Water in the Xylem Tissue

يقوم نسيج الخشب بنقل الماء من الجذر إلى الورقة. ومما هو معروف بأن هناك أنواعاً متباينة من الأنسجة، حية وغير حية، توجد ضمن نسيج الخشب المعقد وهي:

أ - العناصر القصيبية Tracheary elements والتي تشمل الأوعية الخشبية Xylem vessels والقصيبات Tracheids (شكل ٤-٣).

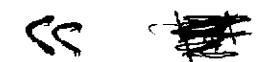
ب - ألياف الخشب Xylem fibers

ج - بارنشيما الخشب Xylem parenchyma

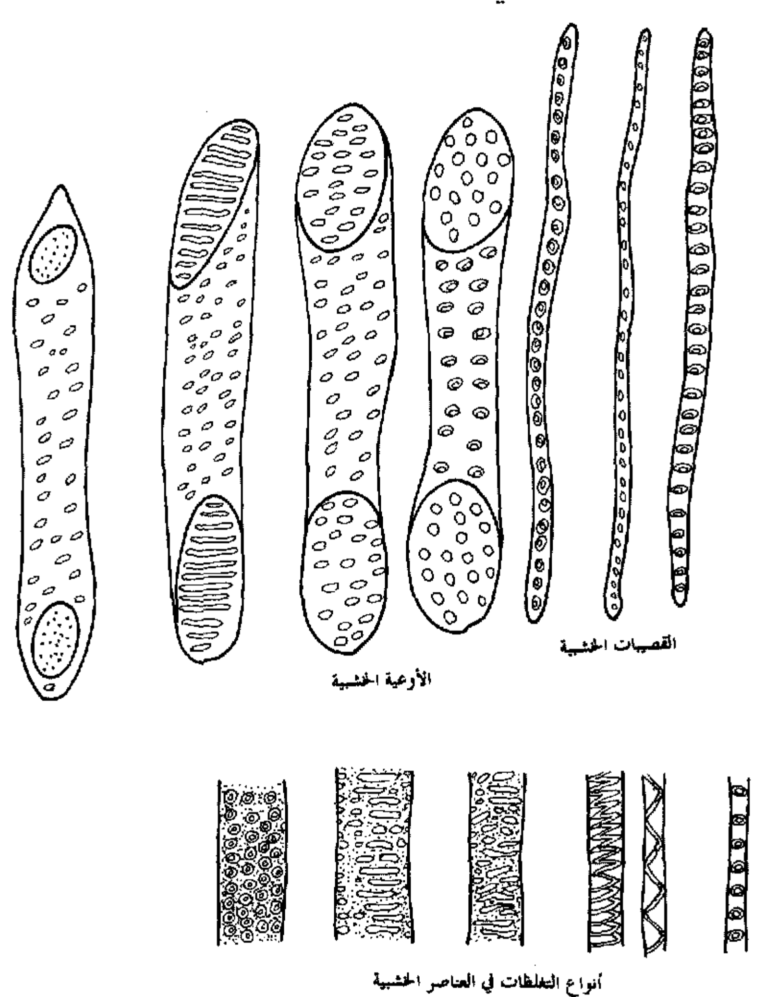
وتقوم الأوعية الخشبية والقصيبات بالعمل الرئيسي في نقل الماء حيث تمتاز بتثخن جدرها بمادة اللجنين وبأشكال مختلفة كي تمنح القوة لها فضلاً عن مقاومتها للشد الناجم عن النتح. أما الألياف الخشبية فإنها عناصر تمتاز بأنها خلايا طولية مستدقة النهاية ومثخنة باللجنين وقد يمر قسم قليل من الماء خلالها. أما البارنشيما فإنها خلايا حية تساعد على الحركة الجانبية للماء والمواد الذائبة. وقد قام علماء فسيولوجيا النبات بتقديم بعض الأدلة حول نقل الماء في الخشب ومن تلك الأدلة مايلي:

١- هناك علاقة بين معدلات النتح وكمية الخشب التي تجهز الورقة. وقد وجد أن هناك قليلاً من عناصر الخشب في عروق أوراق النباتات المغمورة في الماء، بينما تحوي أوراق النباتات النامية على اليابسة عدداً أكبر من عناصر الأوعية والقصيبات الخشبية. فأوراق النباتات الوسطية Mesophytes التي تنتح بسرعة فإنها ذات حزم وعائية وخشب أكثر مما هو موجود عادة في النباتات الصحراوية Xerophytes.

٢- تجارب التحليق Ringing or Girdling experiments: وتكون بإزالة قطاع كامل من القلف والذي يشمل اللحاء تاركاً الخشب سليماً فإن الأوراق في أعلى الحلقة تبقى منتفخة. غير أنه بإزالة جزء من الخشب فإن الأوراق في المنطقة العلوية من ذلك الجزء تذبل بسرعة. لكن في حالات كثيرة فإن عمل قطع في جانب معين من



الساق يصل إلى عمق معين في منطقة الخشب فإن ذلك من شأنه أن يؤدي إلى منع حركة الماء إلى الأوراق الواقعة أعلى القطع مباشرة وبالتالي فإن تلك الأوراق تذبل مقارنة مع الأوراق في أماكن أخرى التي تبقى سليمة مما يدل على حدوث حركة بسيطة جانبية للماء في الخشب.



شكل (٤-٣)

العناصر الخشبية (الأوعية والقصيبات) التي تقوم بنقل الماء والأيونات

٣- تجارب الصبغات Dye experiments: وتكون باستخدام بعض الصبغات مثل الأيوسين Eosin مع بادرات سليمة حيث تُغمر جذورها في محلول حاوي على تلك الصبغة، فإن منطقة طرف الجذر بما تشمل من الأنسجة الإنشائية (المرستيمية) الابتدائية تصبح ملونة بشكل متجانس، غير أن مناطق الاسطوانة الوعائية في الجذور والسيقان وصولاً إلى الأوراق تتلون فيها عناصر الأوعية والقصيبات بتلك

الصبغة مما يدل على أهمية تلك العناصر في نقل العصارة من الجذر وحتى الورقة.

٤- استخدام النظائر المشعة Radioactive substances: لقد تأكد أن عناصر الخشب مسؤولة بشكل كبير في عملية نقل العصارة من الجذر حتى الورقة وذلك بغمر جذور إحدى البادرات في محلول فوسفات صوديوم مشع بـ (^{32}P). وحُدِّد موقع الإشعاع بطريقة التصوير الشعاعي الذاتي Autoradiography.

ومن الجدير بالذكر فإن بعض علماء فسيولوجيا النبات قد قدموا بعض الأدلة على أن الماء ينتقل في ساق النبات في خلال تجاويف الخلايا وليس بالخاصية الشعرية لجدر الأوعية والقصيبات. وإن حركة الماء تلك إنما تكون مع التدرج في الجهد المائي بين محلول التربة والهواء المحيط مروراً بالجذر والساق والورقة وذلك من جراء عملية التبخر الحاصلة في الورقة بسبب عملية النتح. كذلك فإن عملية النمو في القمة النامية للساق ومايحتاج ذلك من تراكم للذائبات تؤدي إلى إحداث الفرق في الجهد المائي بين المجموع الخضري للنبات ومجموعه الجذري.

آليات نقل الماء Mechanisms of Water Translocation

قبل مناقشة الآليات التي تفسر صعود الماء إلى أعلى النبات من خلال عناصر الخشب لابد من التأكيد على أن حركة الماء تكون مع التدرج في الجهد المائي بين محلول التربة والهواء المحيط عبر أنسجة النبات. ويتأتى ذلك الفرق في الجهد المائي بين الورقة ومحلول التربة من عملية النتح من خلايا الورقة عبر الثغور وعملية النمو فضلاً عن تراكم الذائبات في القمة النامية للساق والتي من شأنها أن تخفض الجهد المائي للمجموع الخضري. ويمكن مناقشة الآليات الآتية لغرض فهم عملية نقل الماء من الجذر إلى الورقة.

١- الضغط الجذري Root Pressure: وهو الضغط المتولد في العناصر الخشبية نتيجة لفعالية الخلايا في منطقة الجذر ولذلك فإنها تعد عملية نشطة Active process. أي أن توليد الضغط عملية نشطة حيث تُمتص كميات من الأيونات امتصاصاً نشطاً أي بصرف طاقة، بيد أن صعود الماء في أنسجة خشب الساق يكون وفق القاعدة الأزموزية.

ويمكن عمل تجربة بسيطة لتوضيح ظاهرة الضغط الجذري وذلك بقطع المجموع الخضري لنبات الطماطم بحيث يبقى جزء قصير من الساق (شكل ٤-٤)، ثم يُروى النبات جيداً بالماء. يوصل الجزء المقطوع بأنبوبة زجاجية بواسطة أنبوبة مطاطية ويوضع قليل من الماء في الأنبوبة الزجاجية. وبعد فترة من الزمن يُلاحظ صعود الماء في الأنبوبة الزجاجية. وقد لوحظ نضح الماء من الأجزاء المقطوعة كما سجل ضغط في



سيقان كثير من النباتات (شكل ٤-٥) يتراوح بين ٥ر٠ - ٦ر٠ ميجا باسكال (Sutcliffe, 1979; Hopkins, 1995). وهناك بعض الملاحظات التي تؤكد على وجود ظاهرة الضغط الجذري مثل ظاهرة الإدماع Guttation التي يمكن ملاحظتها في النجيليات حيث ينساب الماء من فتحات في أطراف الأوراق للنباتات المروية جيداً وتسمى هذه الفتحات بالثغور المائية Hydathodes (شكل ٤-٦). وثمة ظاهرة أخرى تدعى ظاهرة النزف Bleeding التي يمكن ملاحظتها في سيقان نبات العنب المقطوعة في بداية موسم الربيع.

وبالرغم من أهمية ظاهرة الضغط الجذري في رفع الماء إلى الورقة عبر الساق إلا أنه لايمكن تفسير كافة حركة الماء إلى الأعلى من خلال هذه الآلية وذلك للشواهد الآتية:

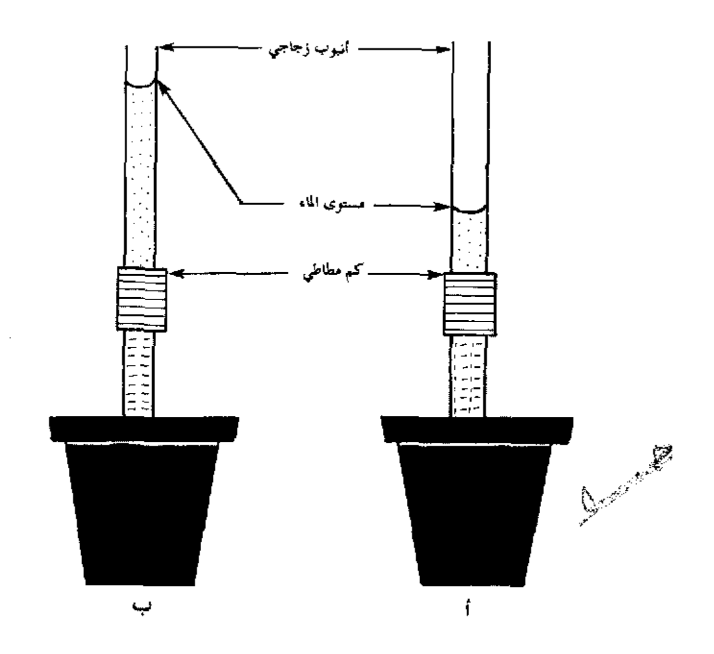
١- عدم ملاحظة هذه الظاهرة دائماً.

٢- مقدار الضغط الناشيء صغير يحول دون دفع الماء بقوة إلى الارتفاعات العالية لبعض الأشجار.

٣- لم يلاحظ أي نوع من الضغوط في خشب النباتات المخروطية والتي تعد من الأشجار العالية.

٤- إن معدل انسياب العصارة في أنسجة الخشب يكون أبطأ من معدل النتح مما يدعو للتفكير بوجود آلية أخرى ينتقل من خلالها الماء إلى الورقة. وأن العصارة في أنسجة الخشب تكون تحت شد وليس ضغط وهذا الشد ناتج من النتح وليس من الضغط الجذري.

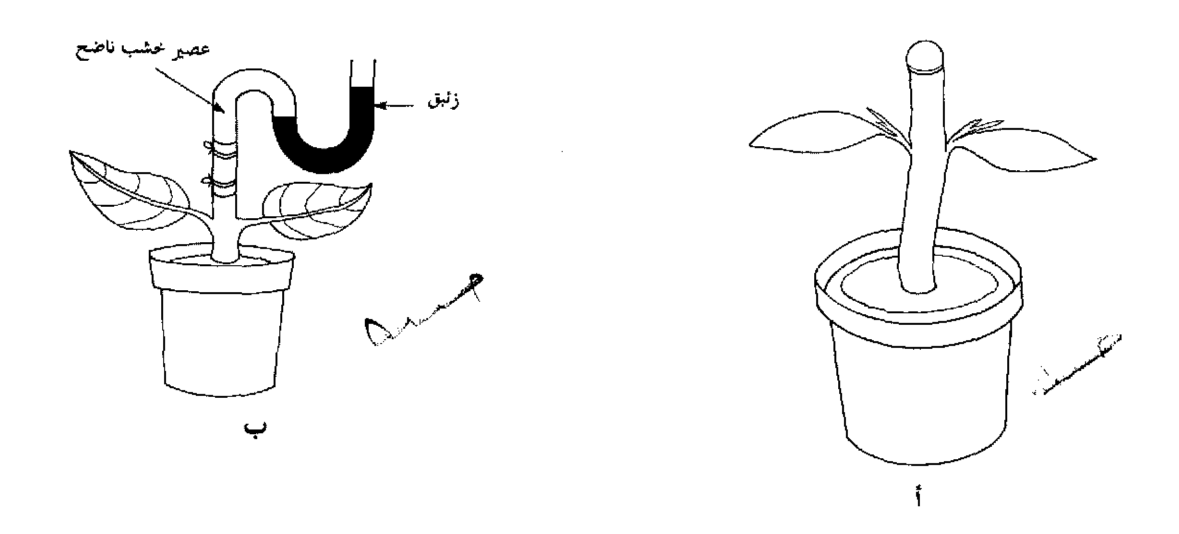
لذلك يمكن التصور بأن آلية الضغط الجذري تكون واضحة في حالة زيادة رطوبة التربة والجو حيث الظروف غير ملائمة لعملية النتح فيتكون ضغط في منطقة الجذر، إلا أنه في الظروف التي تكون عملية النتح فعالة فإن الماء يكون تحت شد من أعلى وليس ضغط من أسفل. ويعتقد بأن جهد الضغط في خلايا الجذر يكون سالباً عندما يتعرض النبات إلى نتح شديد. كما أن تراكم الأيونات يؤدي دوراً مختلفاً فيما إذا كان النتح سريعاً أو بطيئاً. في حالة النتح السريع فإن الأيونات والماء تصعد إلى أعلى بفعل الشد. وإذا كان النتح بطيئاً فإن الماء يتراكم في منطقة الجذر بفعل الخاصية الأزموزية نتيجة لتراكم الأيونات بالامتصاص النشط لذلك يتكون ضغط جذري موجب. وبعد ذلك يندفع الماء تحت تأثير التدفق الكتلي إلى أعلى ساحباً معه الأيونات أيضاً.



شكل (٤-٤) ظاهرة الضغط الجذري

(أ) بداية التجربة - قطع المجموع الخضري وري الأصيص

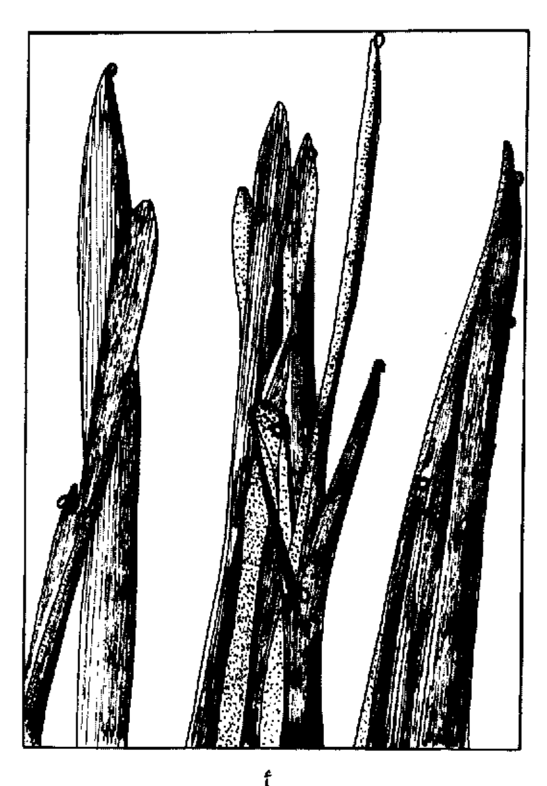
(ب) نتائج التجربة وصعود الماء في الأنبوب الزجاجي



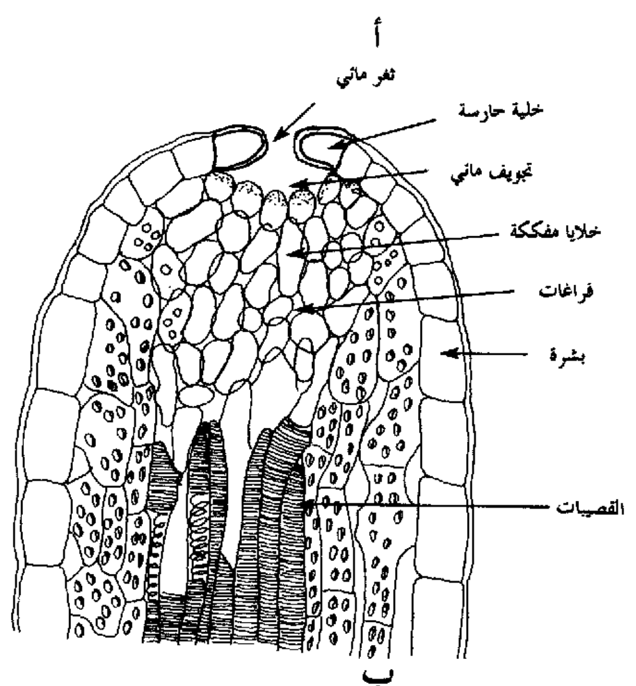
شكل (٤-٥)

(أ) نضح الماء من الأجزاء المقطوعة

(ب) قياس الضغط الجذري من خلال ارتفاع الزئبق في الأنبوبة الزجاجية



أ



ب

(شكل (٤-٦)

(أ) ظاهرة الإدماع

(ب) الثغور المائية

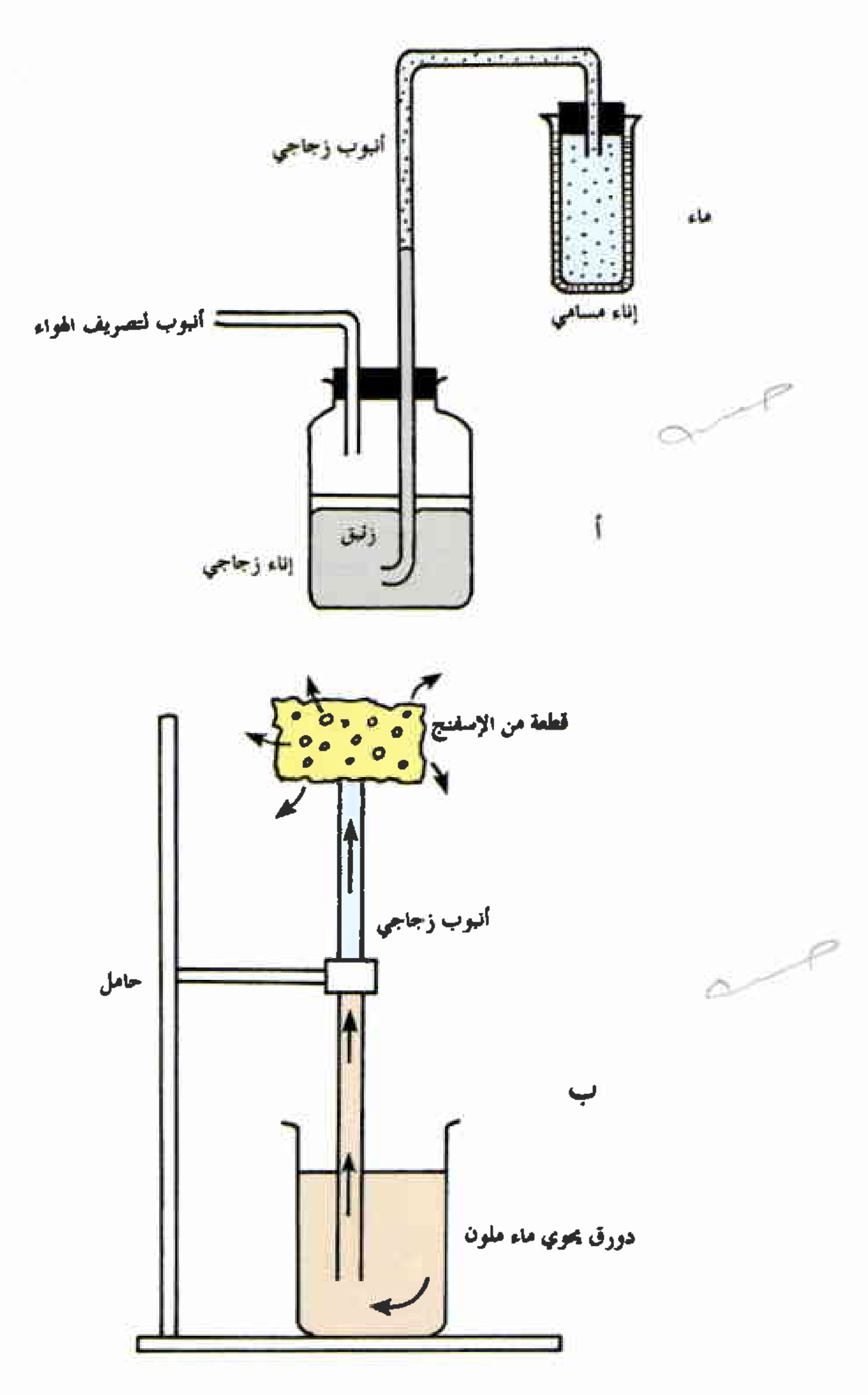
٢- نظرية الشد والتماسك Cohesion-Tension Theory: تؤكد هذه النظرية على أهمية خاصية التماسك لجزيئات الماء مع بعضها البعض وخاصية التلاصق بين جزيئات الماء والجدر الداخلية لعناصر الخشب. ويمكن إجراء تجربة لبيان أهمية هاتين الخاصيتين في عملية نقل الماء. ويمكن التصور بأن العناصر الخشبية ماهي إلا أنابيب شعرية، لذلك إذا أجريت تجارب على أنابيب شعرية زجاجية فهذا يعني الاقتراب إلى حد كبير مما قد يحدث في الأوعية الخشبية والقصيبات. يمكن تصميم جهاز كما هو موضح في الشكل (٤-٧أ). ومن الضروري أن يكون هناك إناء مسامي يتصل مع أنبوب زجاجي وقد مُلىء كافة الجهاز بالماء كما هو مبين بالشكل. هذا فضلاً عن أن تلك الأنابيب خالية من الهواء وهذا يمكن إنجازه بإحاطة الإناء المسامي بدورق حاوي على ماء غالي ويُسمح للهواء الموجود بالخروج من أنبوب التصريف. يوضع في الحوض زئبق حتى تسهل ملاحظة حركته داخل الأنبوب الزجاجي. وبدلاً من الوعاء المسامي يمكن وضع قطعة من الإسفنج (شكل ٤-٧ب). ومع تبخر الماء من الإناء المسامي فإن عمود الماء يُسحب وبعده الزئبق من الحوض. ويمكن ملاحظة ذلك بسهولة كما يمكن تعجيل هذه العملية باستخدام مروحة أو بزيادة درجة الحرارة للهواء المحيط حول الإناء المسامي. ومما هو مفهوم بأن جزيئات الماء تتماسك مع بعضها البعض، وكذلك تتلاصق بشدة مع الأنبوب الزجاجي الشعري.

كذلك يمكن إجراء هذه التجربة باستعمال غصن لنبات حي بدلاً من الإناء المسامي أو الإسفنج حيث يقوم الغصن بعملية النتح وهذا من شأنه أن يزيد من صعود الماء في الأنبوب الزجاجي المتصل بالنبات كما يبدو من الشكل (٤-٨). وتدعى هذه الفكرة بنظرية الشد والتماسك. وتساعد التغلظات في جدر الأوعية والقصيبات في دعمها وتقويتها خلال مرور الماء عبر الساق ونتيجة لعملية النتح وماينتج عنه من شد قوي. ويبدو أن هذه النظرية تصح عندما يتعرض النبات إلى نتح شديد.

وهناك بعض الأدلة على أن الماء يكون تحت شد في الخشب:

أ - يقل قطر الساق عندما يتعرض النبات إلى معدل عالي من النتح حيث تتقلص عناصر الخشب.

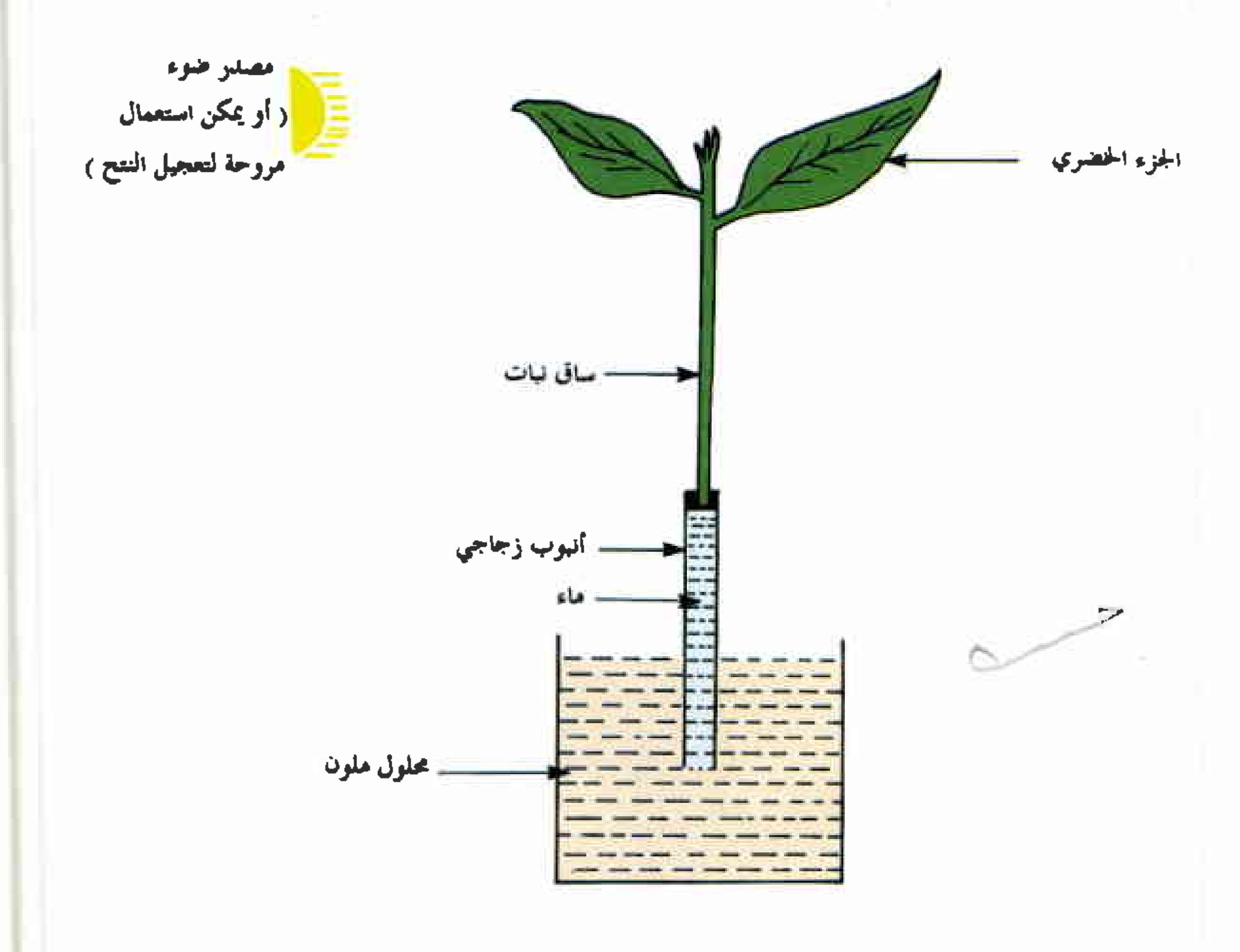
ب - وجد أن هناك ضغط سالب في عناصر الخشب لبعض أشجار الغابات يتراوح بين -٤ إلى -٨ ميجا باسكال، كما أن الجهد المائي يصبح أكثر سالبية مع الارتفاع فوق سطح الأرض.



شكل (٤-٧)

(أ) تجربة بسيطة لتوضيح نظرية الشد والتماسك باستعمال إناء مسامي

(ب) التجربة في «أ» نفسها باستعمال قطعة من الإسفنج



شكل (٤-٨)

نظرية الشد والتماسك باستعمال نبات حي حيث تؤثر عملية النتح في حركة الماء في الساق والأنبوب الزجاجي الموصل بين النبات وحوض يحوي محلولاً ملوناً

وبالرغم من ذلك هناك بعض الانتقادات والجدل حول صحة هذه النظرية:

(أ) من المحتمل أن يكون الضغط الناجم عن عملية النتح غير كافٍ لتحريك الماء خلال الخشب ضمن المعدلات التي تم تسجيلها.

(ب) لابد من استمرار الأعمدة المائية دون انقطاع بين سطح التبخر والماء الموجود في المساحات الحرة في الجذور. ومن الجدير بالملاحظة بأن ذلك صعب الحدوث.

(ج) لايمكن تعميم التجارب باستعمال أنابيب شعرية على الأوعية والقصيبات حيث أن تلاصق الماء مع الجدر الداخلية للأنابيب الشعرية الزجاجية أكثر منه مع الجدر الداخلية لعناصر الخشب (Sutcliffe, 1979).

إستنتاجات عامة

يمكن للضغط الجذري أن يحرك الماء إلى أعلى النبات لكن ليس بالكمية الكبيرة ولا إلى الارتفاعات اللازمة لمعظم النباتات. غير أن نظرية الشد والتماسك تفسر صعود الماء في النباتات ذات النتح الشديد وتعتمد هذه النظرية على تأثير النتح فضلاً عن خصائص الماء الفيزيائية بخصوص قوى التلاصق والتماسك التي تمتاز بها جزيئات الماء وبالتالي فإن القوة المحركة للماء تحت ظروف النتح الشديد إنما تكون بشكل ضغط سالب Negative pressure أو شد Tension في عناصر الخشب والذي ينتقل خلال العمود المائي حتى يصل إلى خلايا الجذر والتربة ويتضح ذلك في نباتات كثيرة وحتى في الأشجار العالية. وفي المقابل فإن هذه النظرية بالرغم من أهميتها لاتلغي نظرية الضغط الجذري كآلية تفسر حركة الماء من المجموع الجذري إلى الأوراق. كذلك فإن الأوعية المتكسرة في الخشب لاتمنع حركة الماء إلى أعلى حيث أن نشاط بعض عناصر الخشب من شأنها أن توفر للأوراق ماتحتاجه من ماء حيث تضاف سنوياً عناصر جديدة من الخشب كما أن الماء قد يُنقل جانبياً لفترة من الزمن حتى يُستعاد نشاط عناصر الخشب. كما تقوم القشرة بتسهيل مرور الماء إلى أعلى.

النتح Transpiration

يحتاج النبات إلى كميات كبيرة من الماء خلال فترة النمو، غير أن معظم الماء الممتص يُفقد بشكل بخار ماء بعملية النتح Transpiration، لكن الماء المفقود ليس له أهمية أو دور في التفاعلات الحيوية. وتحدث عملية فقدان الماء نتيجة لفرق الجهد المائي بين الهواء وسطح النبات. ويوضح الشكل (٤-٩) التدرج المحتمل في الجهد المائي بين عناصر النظام (التربة - الجذر - الساق - الورقة - الهواء الجوي). ويُلاحظ من الشكل أن الفرق في الجهد المائي بين الورقة والهواء الجوي كبير وبالتالي فإن الماء يُفقد في أغلب الأحوال من الورقة. لكن الجهد المائي للهواء الجوي يحدد أساساً من خلال الرطوبة النسبية ودرجة الحرارة، وعليه فإن معدل النتح يتأثر تبعاً لذلك.

ويُفقد الماء عن طريق فتحات خاصة موجودة على أسطح الأوراق أو السيقان الغضة تسمى الثغور Stomata. بيد أن قسماً من الماء قد يُفقد عن طريق التبخر المباشر من البشرة أو عن طريق العديسات Lenticels. وبالتالي يمكن أن يقسم النتح إلى ثلاثة أنواع حسب الطريقة التي يُفقد فيها الماء:

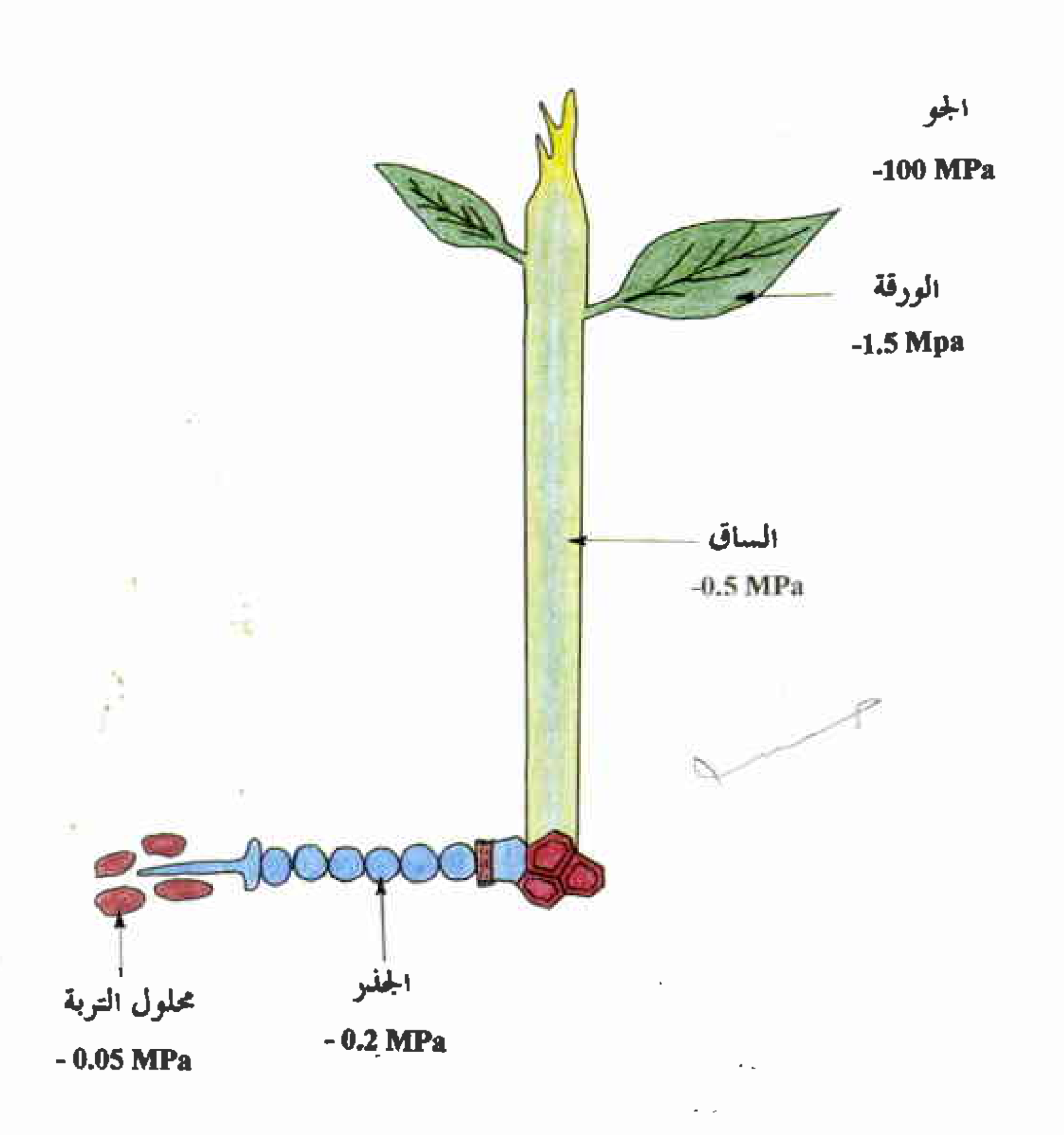
١- النتح الثغري Stomatal transpiration نسبته كبيرة.

٢- النتح الأدمي Cuticular transpiration نحو ١٠٪

٣- النتح العديسي Lenticular transpiration نسبته قليلة جداً.

مقدار وأهمية النتح Amount and Significance of Transpiration

توصف عملية النتح بأنها عملية لامفر من حدوثها حيث أن طبيعة تركيب النبات ووجود النسبة العالية من الماء في خلايا النبات تسهل فقد الماء. والماء يُفقد عن طريق الثغور المفتوحة خلال النهار في معظم النباتات أو عن طريق التبخر المباشر. هذا فضلاً عن أن هناك دائماً فرقاً في الجهد المائي بين نسيج الورقة والهواء يصل إلى عدة عشرات من وحدات الجهد المائي (ميجا باسكال). واستطاعت النباتات بصورة عامة أن تتغلب على هذا الفرق الكبير بالجهد المائي عن طريق تكوين طبقة سميكة من مادة الكيوتين الشمعية على السطح الخارجي لخلايا البشرة التي لاتسمح بفقدان كميات كبيرة من الماء. وأن الماء المفقود من النبات يكون في معظمه نتحاً ثغرياً، وأن وجود الثغور ذو أهمية قصوى في حياة النبات ذلك أنه عن طريق هذه الفتحات تتم عملية التبادل الغازي خاصة ثاني أكسيد الكربون CO_2 المهم في عملية البناء الضوئي. لذلك فإن وجود الثغور يعد من الناحية الموضوعية ذا فائدة وضرر في الوقت نفسه . والنبات يدفع ضريبة فقدان الماء لكي تحصل عملية دخول CO_2 لإنجاز عملية البناء الضوئي. قد تصل نسبة الماء المفقود نحو ٩٥٪ من الماء الممتص وأن النبات يستعمل نحو ٥٪ فقط من الماء الممتص. وبالطبع يتأثر مقدار ومعدل النتح بالظروف البيئية كما سيناقش لاحقاً.



شكل (٤-٩)

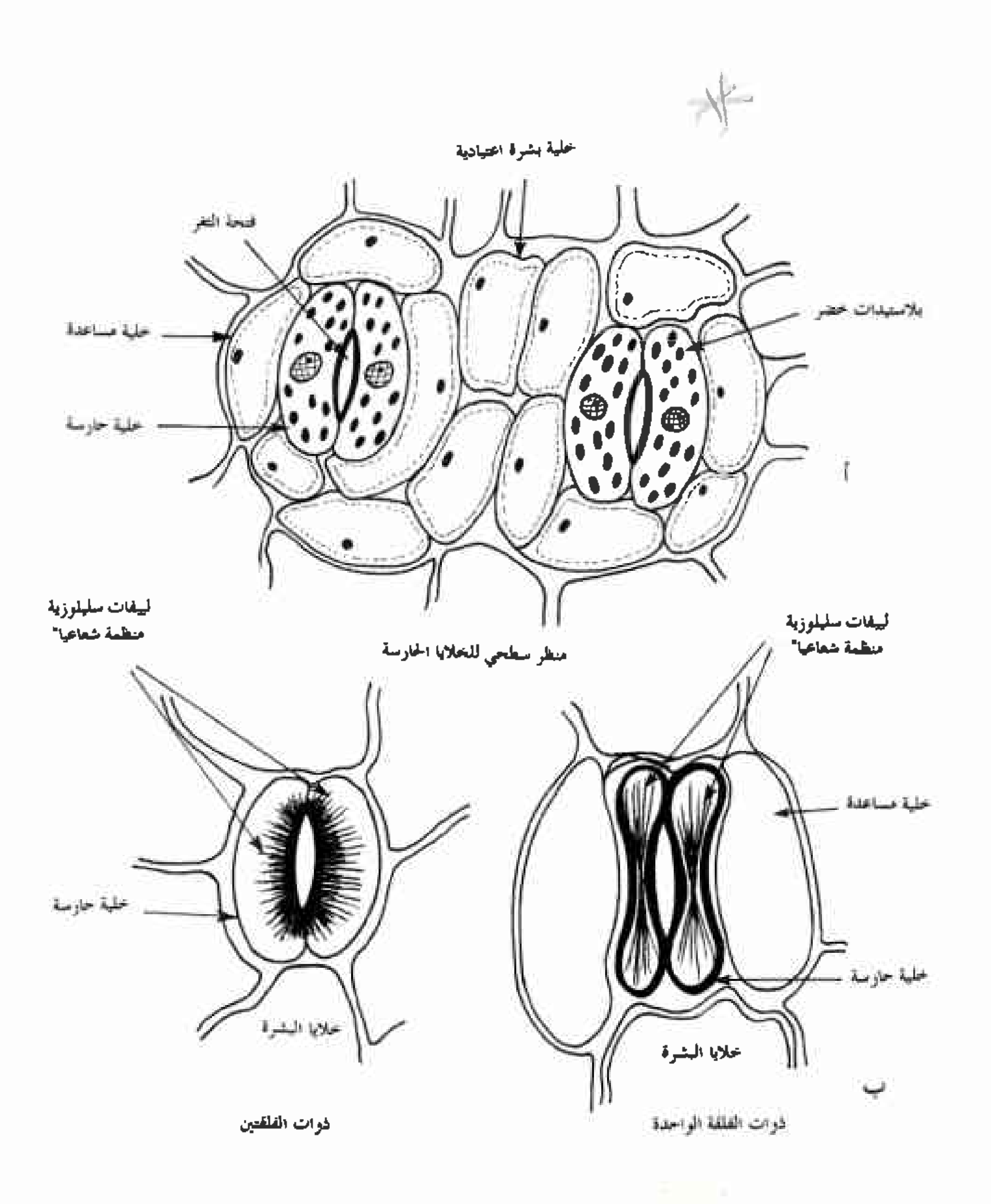
شكل تخطيطي يوضح التدرج المحتمل في قيمة الجهد المائي بين عناصر النظام (تربة - جذر - ساق - أوراق - جو)

(الأرقام على الشكل افتراضية)

تركيب الثغور Structure of Stomata

تُحاط فتحة الثغر Stomatal pore بزوج من الخلايا تسمى الخلايا الحارسة Guard cells وتمتاز الخلايا الحارسة عن غيرها من خلايا البشرة بأنها تحوي بلاستيدات خضر وجدرها المحيطة بفتحة الثغر سميكة قليلة المرونة بينما الجدر البعيدة عن الفتحة رقيقة وذات مرونة عالية (شكل ٤-١٠أ). ولتنظيم الليفات إو المايسلات السليلوزية Cellulose micelles دور رئيسي في إعطاء تلك الخصائص لجدر الخلايا الحارسة (شكل ٤-١٠ب). كما قد تحاط الخلايا الحارسة بخلايا تختلف عن خلايا البشرة الاعتيادية تسمى الخلايا المساعدة Subsidiary cells. وللخلايا المساعدة دور في حركة الثغور حيث تعد مخزناً للمواد المتحركة من الخلايا الحارسة وإليها. ويطلق أحياناً اسم الجهاز الثغري Stomatal apparatus على فتحة الثغر والخليتين الحارستين والخلايا المساعدة المحيطة بها (شكل ٤-١٠أ).

يتراوح عدد الثغور في معظم النباتات بين ١٠٠٠ - ٦٠٠٠٠ في السنتمتر المربع الواحد وهذا يشكل ١ر٠ - ٦ر٣٪ من مساحة الورقة. وتعد هذه النسبة قليلة إذا ماقورنت مع كمية الماء المفقود من سطح الورقة ويعود السبب في ذلك إلى كفاءة الفتحات وتوزيعها المنتظم. وتتوزع الثغور على سطحي الورقة بطرق مختلفة ويعتمد ذلك على التكيفات البيئية للنباتات فيما إذا كانت نباتات جفافية أو مائية أو وسطية، بيد أن الغالبية العظمى في النباتات بها ثغور على السطح الأسفل من الورقة بنسبة أكبر. ويوضح الجدول (٤-١) عدد الثغور على سطحي الورقة في بعض أنواع النباتات ونسبة مساحة الثغور من المساحة الكلية للورقة.



شكل (٤-١٠)

تركيب الثغور

أ - مكونات الجهاز الثغري من خلال منظر سطحي للخلايا الحارسة

ب - تنظيم اللييفات السليلوزية في الخلايا الحارسة

جدول (٤-١)

عدد الثغور في المليمتر المربع الواحد على سطحي الورقة العليا والسفلى ونسبة مساحة الثغور من المساحة الكلية للورقة في عدد من النباتات

الإسم العلمي	عدد الثغور/ملم٢		النسبة المئوية
	البشرة العليا	البشرة السفلى	لمساحة الثغور/مساحة الورقة
Vicia faba الفول	٦٥	٧٥	١ر٠
Zea mays الذرة	٩٨	١٠٨	٠ر٧
Helianthus annuus تباع الشمس	١٢٠	١٧٥	١ر١
Allium cepa البصل	١٧٥	١٧٥	٢ر٠
Pinus الصنوبر	١٢٠	١٢٠	١ر٢
Quercus البلوط	صفر	٣٤٠	٠ر٨
Avenia sativa الشوفان	٥٠	٤٥	٠ر٥

* فتح الثغور وغلقها Opening and Closing of Stomata

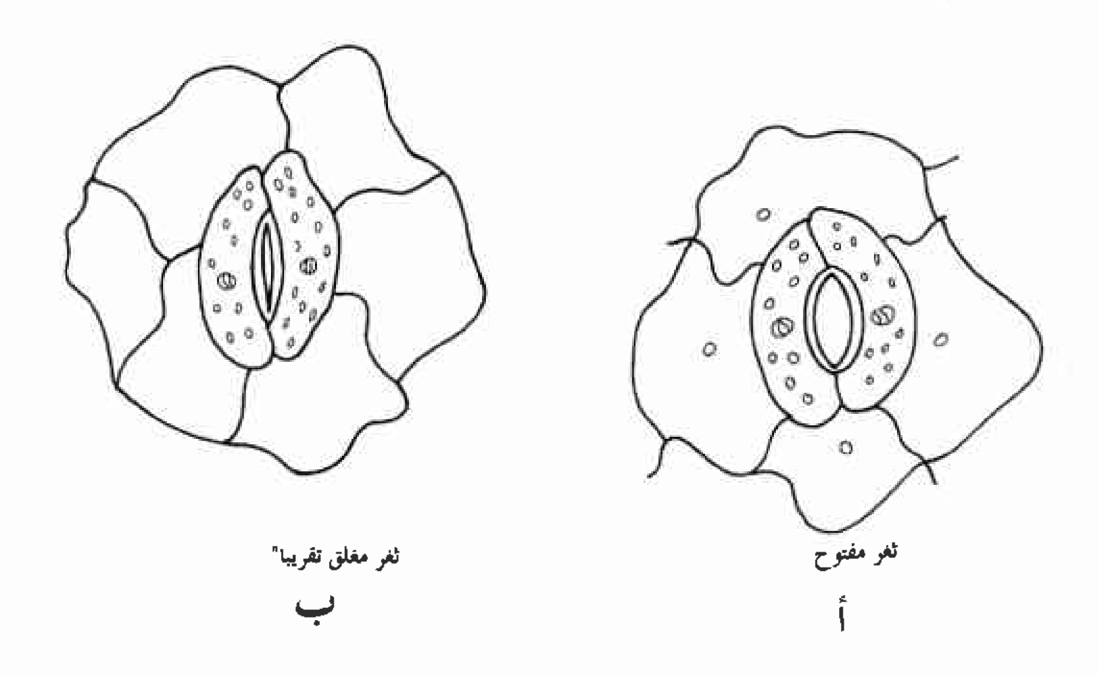
إن التغيرات التي تحدث في الخلايا الحارسة تؤدي دوراً هاماً في فتح الثغور وغلقها مثل انتفاخها وانكماشها هذا فضلاً عن عدم انتظام سمك جدرها حيث تكون الجدر المحيطة بالفتحة أكثر سمكاً من بقية الجدر. وأن زيادة انتفاخ الخلية الحارسة يؤدي إلى تمدد الجدار في الجزء المرن بينما يتأثر الجدار السميك المقابل لفتحة الثغر إلى درجة بسيطة. ويؤدي تغير الجهد المائي في الخلايا الحارسة دوراً مهماً في عملية فتح الثغور وغلقها، وحصول الامتلاء التام للخلايا الحارسة يؤدي إلى فتح الثغور، بينما يؤدي انكماش الخلايا الحارسة إلى غلق الثغور. ويؤدي انخفاض الجهد المائي في الخلية الحارسة

إلى سحب الماء من الخلايا المجاورة وبالتالي امتلائها وبعد ذلك إلى فتح الثغور، بينما يؤدي ارتفاع الجهد المائي في الخلايا الحارسة مقارنة مع الخلايا المجاورة إلى خروج الماء من الخلايا الحارسة وبالتالي انكماشها وغلق الثغور (شكل ٤-١١).

ومن الأمور التي باتت معروفة أن الثغور تُفتح في الضوء وتُغلق في الظلام عدا بعض الاستثناءات مثل النباتات المتشحمة (العصارية) CAM Plants التي تفتح ثغورها في الليل وتُغلق في النهار. أن تأثر الجهد المائي ودوره في عملية فتح الثغور وغلقها يجعل من الضروري جداً دراسة العوامل المؤثرة في الجهد المائي $\Psi\omega$ وهي الجهد الأزموزي Ψs وجهد الضغط Ψp. وقد حظي الجهد الأزموزي الاهتمام الكبير في تأثيره على التوازن المائي داخل الخلية الحارسة حيث انصبت معظم النظريات التي تفسر فتح الثغور وغلقها على أهمية الجهد الأزموزي في تلك العملية. أما جهد الضغط فيبدو أن تأثيره طفيفاً إلا في حالات نادرة عندما يؤثر عامل ما على مرونة الجدار مثل درجة الحرارة والجفاف والملوحة. وتؤكد الدراسات أن هبوط الجهد الأزموزي للخلايا الحارسة ومايعقبه من اندفاع الماء إليها يسبب زيادة حجمها زيادة كبيرة تصل إلى ١٠٠٪ وذلك بسبب مرونة جدر تلك الخلايا. ولم تقدم تلك الدراسات مايثبت أن خصائص الجدر الخلوية للخلايا الحارسة تتغير خلال عملية فتح الثغور وغلقها تحت تأثير الضوء والظلام.

النظريات والفرضيات التي تفسر فتح الثغور وغلقها
Theories and Hypotheses Explaining Opening and Closing of Stomata

وضعت عدة فرضيات لتفسير فتح الثغور وغلقها ويعود تاريخ الفرضيات المبكرة إلى منتصف القرن التاسع عشر الميلادي حيث فُسِّرتْ تلك العملية على أن نواتج عملية البناء الضوئي التي تتراكم في الخلايا الحارسة من شأنها أن تخفض من الجهد الأزموزي وبالتالي سحب الماء من الخلايا المجاورة. وبالرغم من أن هذه الأفكار بسيطة وتضم في طياتها عدة ثغرات حيث أن بعض الثغور تفتح ليلاً كما أن الخلايا الحارسة في بعض النباتات لاتحوي على بلاستيدات خضر مثل نبات خف الست *Paphiopedilum*، فقد وضعت بعض الفرضيات والنظريات والآراء حول هذه العملية والتي يمكن إدراجها كما يلي:



(شكل (٤-١١)
أ - ثغر مفتوح
ب - ثغر مغلق تقريباً

أ - فرضية النشا - السكر The Starch-Sugar Hypothesis

تتلخص هذه الفرضية على أن تحول النشا إلى سكر وبالعكس في الخلايا الحارسة يعد أساساً لعملية فتح الثغور وغلقها. فتراكم السكر يخفض الجهد الأزموزي وبالتالي يؤدي إلى سحب الماء من الخلايا المجاورة وانتفاخ الخلايا الحارسة وفتح الثغور، بينما لايؤثر النشا في خفض الجهد الأزموزي وهذا من شأنه أن يسهل حركة الماء من الخلايا الحارسة إلى الخلايا المجاورة وبالتالي انكماش الخلايا الحارسة وغلق الثغور. إن تحول النشا إلى سكر أو بالعكس مرتبط بظروف الضوء والظلام أولاً وبسيطرة تركيز أيون الهيدروجين pH ثانياً. والمعادلة الآتية توضح هذه الفرضية:

في النهار

نشا + فوسفات لاعضوية $\underset{pH_5}{\overset{pH_7}{\rightleftharpoons}}$ جلوكوز - ١ - فوسفات

(جزيء واحد) في الليل (عدد كبير من الجزيئات)

بوجود إنزيم Phosphorylase

تفتح الثغور في الضوء حيث تقوم عملية البناء الضوئي بإنقاص محتوى ثاني أكسيد الكربون ورفع قيمة الرقم الهيدروجيني pH داخل الخلايا الحارسة وإن ذلك يكون مشجعاً لتحويل النشا إلى سكر. وتراكم السكر يؤدي إلى خفض الجهد الأزموزي والمائي وسحب الماء من الخلايا المجاورة للخلايا الحارسة وانتفاخها وبالتالي إلى فتح الثغور. أما في الظلام فيحدث العكس حيث تزداد كمية CO_2 وتنقص قيمة الرقم الهيدروجيني pH. ويكون عمل الإنزيم في هذه الحالة لصالح تحويل السكر إلى نشا (غير الفعال أزموزياً) وبالتالي إلى رفع قيمة الجهد الأزموزي والمائي وإلى خروج الماء من الخلية الحارسة وانكماشها وغلق الثغور. وهناك بعض الأدلة المؤيدة للفرضية:

١- قيمة الرقم الهيدروجيني للخلايا الحارسة تنقص عندما تكون الثغور مغلقة وتزداد عندما تكون الثغور مفتوحة.

٢- مستوى النشا في الخلايا الحارسة يكون عموماً قليلاً بفتح الثغور ويزداد بغلق الثغور. وهذا استثناءً من القاعدة حيث يتراكم النشا خلال النهار في خلايا النسيج المتوسط نتيجة لنشاط عملية البناء الضوئي بينما يتحلل النشا إلى سكر في الليل نتيجة لاحتياج تلك الخلايا إلى مصدر للطاقة.

وبالرغم من الأدلة المؤيدة لهذه الفرضية فقد وجهت عدة انتقادات تجعل صحة هذه الفرضية موضع الشك ومن تلك الانتقادات:

١- قد لايكون الرقم الهيدروجيني حاسماً في عمل الإنزيم Phosphorylase في تحليل وبناء النشا. وحتى عند الرقم الهيدروجيني العالي (٨) وهو المستوى المعروف لحشوة (الستروما) البلاستيدات الخضر المضاءة فإن التفاعل يبقى لصالح تكوين النشا.

٢- الفوسفات نشطة أزموزياً وكذلك السكر المفسفر أي أن المعادلة لاتفسر انخفاض الجهد الأزموزي بتكوين جلوكوز-١-فوسفات.

٣- إن تغير تركيز CO_2 هو الذي يسبب تغير الرقم الهيدروجيني. وحسب هذه الفرضية فإن تغير تركيز هذا الغاز من ٠٫٠٣٪ - ٠٫٠١٪ غير كافٍ لتفسير التغير

في الرقم الهيدروجيني من (٥) إلى (٧) وبالعكس. هذا فضلاً عن أن التغير الملاحظ في الرقم الهيدروجيني يحدث في الفجوة وليس في السايتوبلازم أو البلاستيدات الخضر.

٤- لايمكن تطبيق هذه الفرضية على النباتات التي تفتقر إلى النشا في الخلايا الحارسة مثل نبات البصل. كما أن هناك سكريات متعددة Polysaccharides أخرى قد تقوم مقام النشا.

٥- إن التغير في مستويات النشا خلال عملية فتح الثغور وغلقها لايمكن أن تفسر حركة الثغور السريعة. كما أن الزيادة في السكر والمصاحبة لنقص النشا وبالعكس لم تلاحظ كثيراً لتفسير التغير في الجهد الأزموزي والمائي وبالتالي فتح الثغور وغلقها.

٦- خلال منتصف النهار تغلق الثغور جزئياً دون أن تكون هناك زيادة في كمية النشا في الخلايا الحارسة وإنما بسبب تعرض النبات إلى مايشبه الإجهاد المائي Water stress.

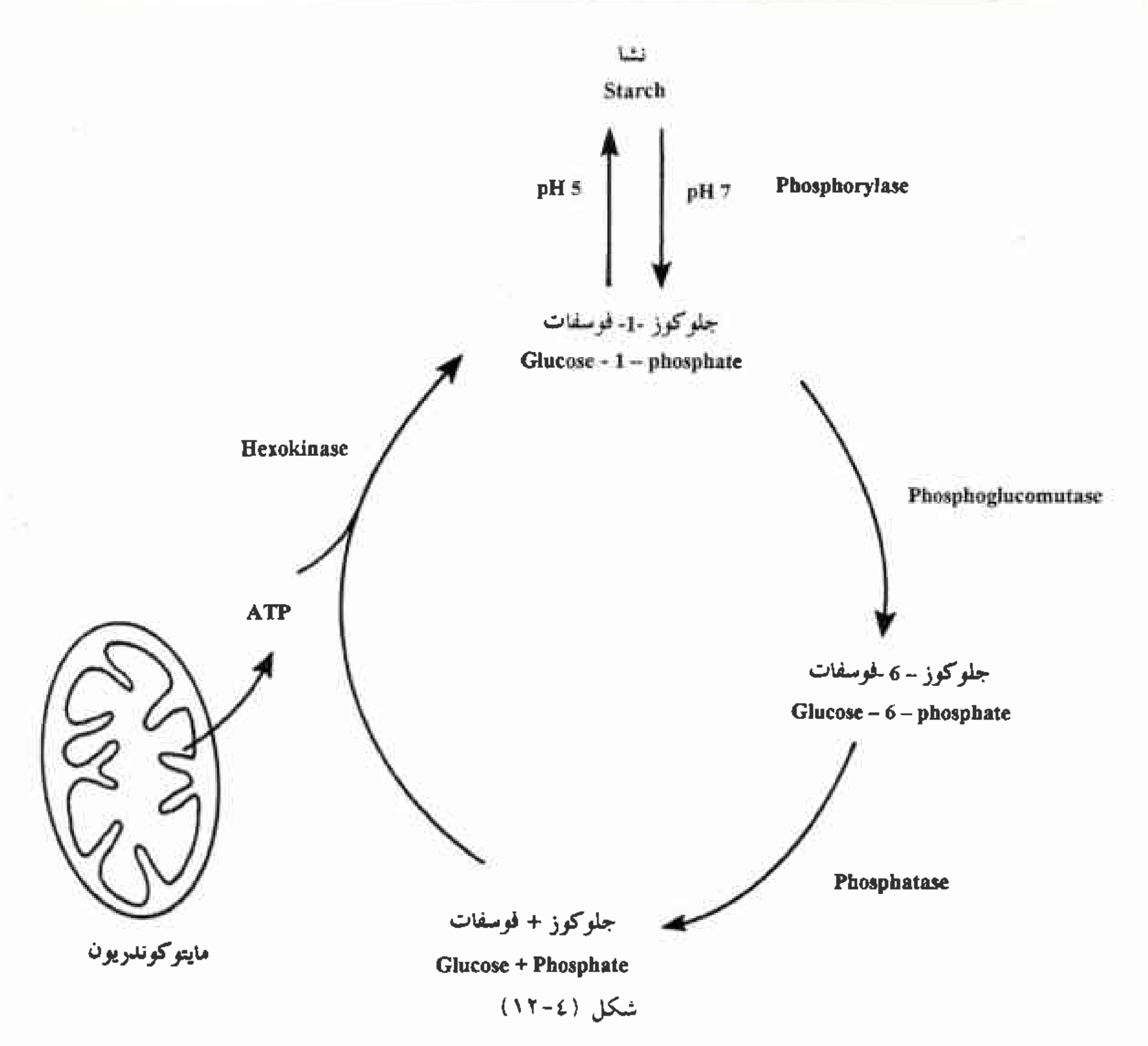
ومن خلال الانتقاد رقم ٢ فقد وضع أحد الباحثين (Stewart, 1964) مخططاً لتوضيح كيفية انخفاض الجهد الأزموزي بالاعتماد على نظرية النشا - السكر حيث أن ناتج تفاعل الفوسفات والنشا يكون جلوكوز وفوسفات وبالتالي فإن مادة نشطة أزموزياً تعطي مادتين نشطتين أزموزياً (شكل ٤-١٢).

ب - نظرية التراكم الأيوني Ion Accumulation Theory

تفسر هذه النظرية دور الأيونات الموجبة والسالبة في فتح وغلق الثغور.

أ - البوتاسيوم K^+

إستطاع بعض العلماء والباحثين إثبات دور البوتاسيوم في فتح الثغور وغلقها لتراكمه في الخلايا الحارسة أو ضخه منها. في بداية القرن العشرين الميلادي أُثبت وجود هذا العنصر في الخلايا الحارسة ولم يكن بمقدور الباحثين معرفة دوره إلا عندما وجد أن البوتاسيوم يتراكم في الخلايا الحارسة عندما تكون الثغور مفتوحة. وقد تأكدت هذه المعلومات في عام ١٩٦٨ من قبل بعض العلماء الأمريكيين والإنجليز حيث وجدوا أن تراكم أيونات البوتاسيوم مع الأيونات السالبة يمكن أن تؤدي إلى خفض الجهد الأزموزي مما يؤدي إلى فتح الثغور. وقدأُفترض بأن عملية امتصاص البوتاسيوم تكون بآلية خاصة تتحفز بالضوء.



شكل (٤-١٢)

تعديلات ستيوارت Stewart على فرضية النشا - السكر

ويشمل تراكم البوتاسيوم أثناء فتح الثغور لكافة الخلايا الحارسة في الأوراق والسيقان والكأس ... وغيرها. كما وجد أن البوتاسيوم يتراكم في الخلايا الحارسة التي تُفتح فيها الثغور ليلاً مثل النباتات المتشحمة (العصارية) CAM plants. وهذا يوحي بأن مستويات CO_2 المنخفضة إضافة إلى الضوء يمكنها أن تحفز تراكم البوتاسيوم في الخلايا الحارسة. وقد أكدت الدراسات الحديثة بأن تركيز البوتاسيوم يكون أعلى ما يمكن عندما تكون الثغور مفتوحة (نحو 500 mM) ويكون تركيزه أقل ما يمكن عندما تكون الثغور مغلقة (نحو 200 mM). وهذه الأرقام ليست ثابتة وقد تتغير حسب ظروف النبات. وقد يدخل البوتاسيوم ضد التركيز مما يستدعي صرف طاقة لعملية ضخ الأيونات. وتعد الخلايا المساعدة مخازن أيونية حيث يتحرك البوتاسيوم إلى الخلايا الحارسة من الخلايا المساعدة أثناء فتح الثغور ومن الخلايا الحارسة إلى الخلايا المساعدة أثناء غلق الثغور.

ب - الأيونات الموجبة الأخرى

يمكن أن تؤدي أيونات موجبة أخرى دوراً مهماً في عملية فتح الثغور وغلقها. ومن أهم تلك الأيونات الصوديوم. وبالرغم من أن دوره أقل من البوتاسيوم إلا أن دراسة فسيولوجية النباتات الملحية Halophytes تبين أن الصوديوم يمكن أن يحل محل البوتاسيوم في كثير من الفعاليات الفسيولوجية وأهمها التوازن المائي في النبات. وهناك ملاحظات سجلت في النباتات الملحية حيث يتراكم الصوديوم في الخلايا الحارسة أثناء فتح الثغور. كذلك لوحظ أن الكالسيوم Ca^{2+} يقلل أو يعيق لدرجة كبيرة دور البوتاسيوم في تحفيز فتح الثغور. وقد سجلت بعض النتائج في نبات الفول بخصوص قدرة الكالسيوم في تحديد انتقاء الصوديوم والبوتاسيوم في تحفيز فتح الثغور.

ج - الأيونات السالبة

من البديهي التصور أن وجود تركيزات عالية من البوتاسيوم والصوديوم في الخلايا الحارسة لابد وأن تُعادل بأيونات سالبة مساوية لها وبالتالي فإن دخول الكلوريد Cl^- أو خروج البروتونات H^+ أو تكوين أيونات سالبة عضوية يمكنها أن تعادل أيونات البوتاسيوم. وعليه فإن الزيادة من K^+ والتي لاتوازن بالكلوريد يمكنها أن تتوازن بخروج البروتونات أو امتصاص OH^- أو تكوين المالات Malate بواسطة الخلايا الحارسة. إن مصدر البروتونات H^+ هو خلال تكوين أحماض عضوية من الكربوهيدرات داخل الخلايا الحارسة مثل تكوين حامض الماليك Malic acid وقد تأكد ذلك في دراسات عديدة التي ربطت بين عملية فتح الثغور وتكوين المالات. كما قد يكون تكوين حمض الستريك Citric acid مصدراً للبروتونات. ومن الجدير بالتنويه بأن تكوين المالات أو امتصاص الكلوريد قد يكمل أحدهما الآخر في معادلة البوتاسيوم بمعنى أن البروتونات الناتجة من بناء المالات ستعادل أية زيادة في البوتاسيوم لاتعادل بواسطة الكلوريد. ويوضح الشكل (٤-١٣) توضيحاً لنظرية التراكم الأيوني.

فرضية تحول المالات Malate - Switch hypothesis

تحاول هذه الفرضية تفسير جوانب من النقل الأيوني من الخلايا الحارسة وإليها والتي أقترحت من قبل Bowling (١٩٧٦). استندت هذه الفرضية على التغير في تأين المالات مع الرقم الهيدروجيني pH، وتفترض أن المالات أحادية التكافؤ $H\text{-}malate^-$ تمتلك القدرة على الحركة خارج الخلايا بينما المالات الثنائية التكافؤ $malate^{2-}$ لاتمتلك القدرة على الحركة. وقد لاحظ الباحثون أن هناك تدرج في الرقم الهيدروجيني pH بين فجوات

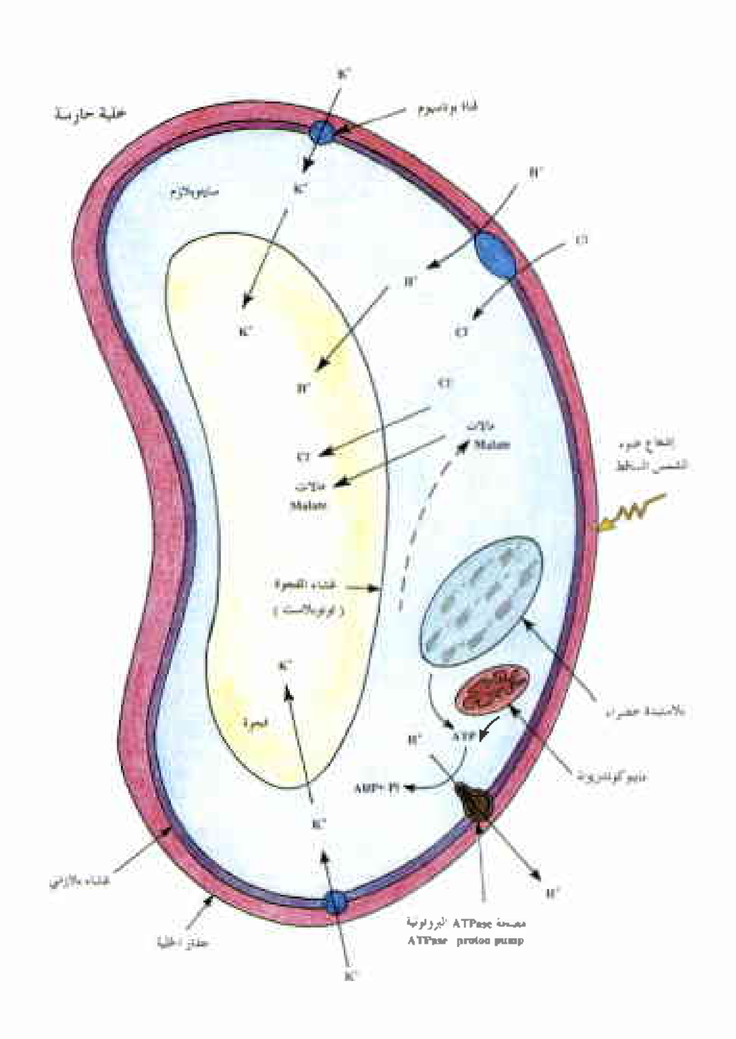
الخلايا الحارسة إلى الخلايا المساعدة أو خلايا البشرة. وتكون قيم pH في الخلايا الحارسة أعلى مايمكن (٨ر٥) وفي خلايا البشرة أقل مايمكن (١ر٥) عندما تكون الثغور مفتوحة والعكس يحدث عندما تكون الثغور مغلقة (شكل ٤-١٤). عند pH (١ر٥) تكون المالات متساوية التأين بين أحادية التكافؤ وثنائية التكافؤ. بينما عند pH (٨ر٥) يكون حوالي ٩٠٪ من المالات ثنائية التكافؤ والباقي أحادية التكافؤ. وإذا كانت عملية فتح الثغور وغلقها تتبع التغير في قيمة الـ pH، فإن pH المنخفض في الخلايا الحارسة يؤدي إلى أن تكون المالات أحادية التكافؤ بنسبة كبيرة وهي بالتالي حرة الحركة من الخلايا الحارسة وهذا يسهل غلق الثغور، ومن جانب آخر فإن pH الخلايا المساعدة أو خلايا البشرة يكون عالياً وهذا يؤدي إلى أن يكون معظم المالات ثنائية التكافؤ والأخيرة مقيدة لاتمتلك حرية الحركة. أما عند pH العالي في الخلايا الحارسة فإن معظم المالات ثنائية التكافؤ لاتمتك حرية الحركة وبعكس المالات في الخلايا المساعدة أو خلايا البشرة التي تكون حرة الحركة لأنها أحادية التكافؤ حيث أن الـ pH منخفض. وقد بدأت هذه الفرضية من خلال بعض الملاحظات التي أكدت على أن مستويات المالات في الخلايا المساعدة تهبط بغلق الثغور وتزداد بفتح الثغور. غير أن هذه الفرضية قد أُنتقدت بشدة من خلال الملاحظات الآتية:

أولاً: إن أيض المالات متركزاً في الخلايا الحارسة ولاتوجد أدلة واضحة على حركة كبيرة بين الخلايا الحارسة والخلايا المساعدة. وخلال عملية فتح الثغور فإن المصدر الكربوني لبناء المالات يتأتى من النشا بينما عند غلق الثغور فإن كربون المالات يتحول إلى نشا.

ثانياً: إن الفرضية تؤكد على أن مستويات المالات ثنائية التكافؤ تكون مساوية أو أكثر من تلك الأحادية وبالتالي فإن القسم الأعظم من المالات تكون غير حرة الحركة من خلية إلى أخرى.

ثالثاً: لم تسجل حركة المالات إلى داخل الخلية الحارسة عند فتح الثغور، بينما لوحظت حركة المالات إلى خارج الخلية الحارسة عندما تكون الثغور مغلقة.

رابعاً: يمكن للثغور أن تكون فعالة بدون مشاركة المالات والتي تمثل المادة المقابلة للبوتاسيوم. فمثلاً في البصل يكون الكلوريد الأيون الموازن للبوتاسيوم بصورة كاملة.



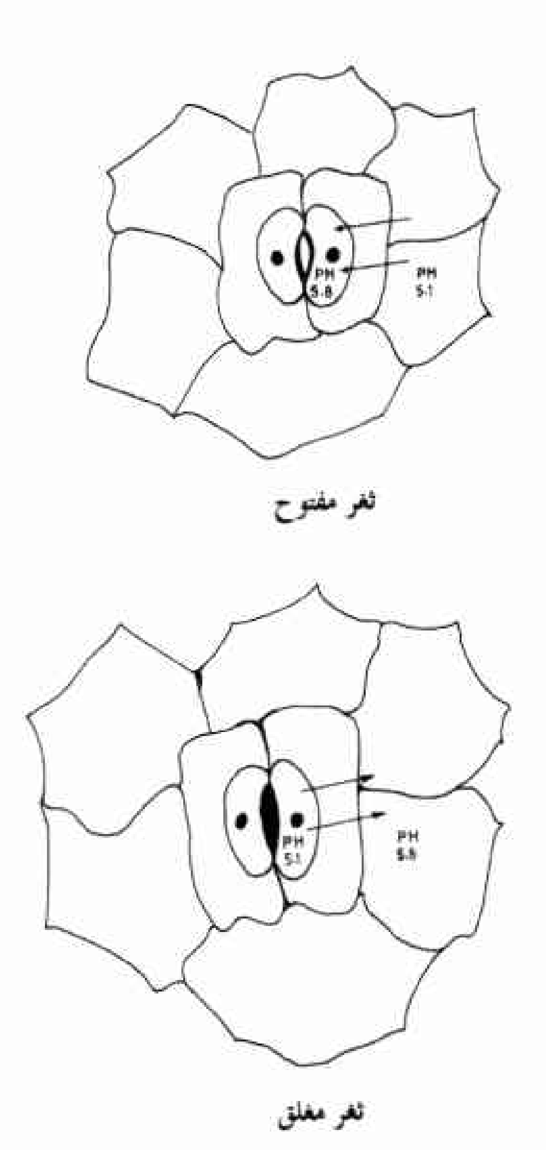
شكل (٤-١٣)

ملخص نظرية التراكم الأيوني

(Taiz and Zeiger, 1998)

خامساً: تهمل هذه الفرضية الرقم الهيدروجيني pH للسايتوبلازم وتؤكد على الرقم الهيدروجيني للعصير الخلوي. وفي الحقيقة بأن دخول المالات إلى السايتوبلازم يؤدي إلى أن تكون ثنائية التكافؤ حيث أن الـ pH يساوي ٧، وبالتالي فإن المالات تتحول إلى ثنائية التكافؤ غير القادرة على الحركة بشكل تام. وعليه فإن تغير تأين المالات ليس من الأمور المهمة في السيطرة على نفاذها من الخلايا الحارسة وإليها فحسب ولكن في السيطرة على حركة المالات بين السايتوبلازم والفجوة. ويوضح الشكل (٤-١٥) ملخصاً

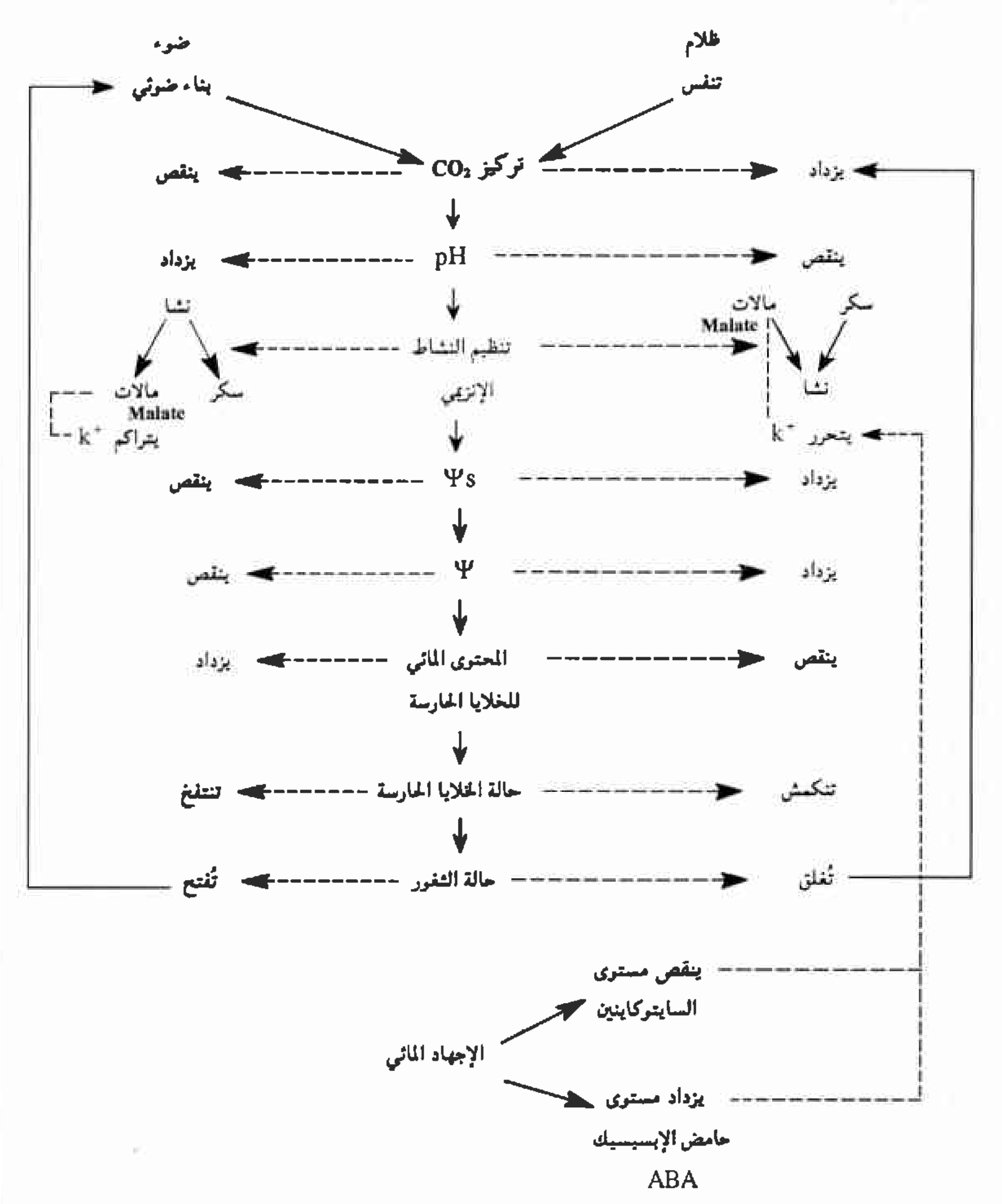
كاملاً لنظريتي النشا - السكر والتراكم الأيوني لتفسير آلية فتح وغلق الثغور.



شكل (٤-١٤)

شكلان تخطيطيان يوضحان فتح الثغور وغلقها حسب فرضية تحول المالات

(الأسهم تدل على اتجاه حركة المالات)



شكل (٤-١٥)

ملخص كامل لعملية فتح الثغور وغلقها

* العوامل المؤثرة في حركة الثغور Factors Affecting Stomatal Movement

هناك خمسة عوامل تؤثر في حركة الثغور وهي:

* ١- الضوء Light

مما هو معروف بأن الضوء يعمل على فتح الثغور كما يؤثر في مدى انفتاحها في معظم النباتات. فشدة الإضاءة ونوعية الطيف الضوئي تؤثران في مدى اتساع الفتحة الثغرية وبالتالي في معدل عملية النتح. وقد أوضحت الدراسات أن زيادة شدة الإضاءة تسبب في هبوط المقاومة الثغرية (زيادة التوصيل الثغري) وزيادة معدل النتح المصاحبة لذلك. ويمكن وضع بعض ملامح تأثير الضوء في فتح الثغور:

(أ) لاتحتاج الخلايا الحارسة إلى النسيج المتوسط حتى تستجيب كمياً للضوء. فقد تتسع فتحات الثغور مع زيادة التدفق الضوئي.

(ب) يؤثر نوع الطيف في اتساع الفتحة الثغرية. فقد وجد أن هناك مكونان رئيسيان لتأثير الطيف الضوئي، أحدهما يتناسب مع طيف امتصاص الكلوروفيل والذي يتكون بواسطة البلاستيدات الخضر للخلايا الحارسة، بينما المُكَوِّن الآخر لذلك التأثير هو تنشيط الاتساع الثغري بواسطة الضوء الأزرق. وقد أوضحت الدراسات أن استعمال الضوء الأزرق بعد فترة من استعمال الضوء الأحمر من شأنه أن يؤدي إلى زيادة إضافية في اتساع فتحة الثغور. ويبدو أن هناك مستقبل للضوء الأزرق Blue light photoreceptor، لكن نشاطه لايقتصر في الثغور فحسب. وستكون هناك مناقشة لهذا الموضوع في الفصل الخامس عشر.

(ج) الطيف الأزرق يسبب زيادة في الضخ البروتوني من داخل البلاستيدات الخضر إلى الخارج بالمقارنة مع تأثير الطيف الأحمر.

(د) دلت الدراسات أن الأطياف الأخضر أو الأحمر البعيد أو فوق البنفسجي لاتؤثر لأي مدى في حث فتح الثغور.

(هـ) النباتات العصارية (المتشحمة) تشذ عن بقية النباتات في استجابتها للضوء حيث تُفتح ثغورها ليلاً وتأخذ كفايتها من ثاني أكسيد الكربون بينما تغلق ثغورها نهاراً للحفاظ على المحتوى المائي والاستفادة من الكربون المثبت خلال الليل. وستكون هناك مناقشة مستفيضة حول الموضع في الفصل التاسع.

٢- درجة الحرارة Temperature

تزداد فتحات الثغور اتساعاً بزيادة درجة الحرارة من الصفر المئوي وحتى ٣٠°م. وأن الثغور عند درجة الصفر تبقى مغلقة في كثير من النباتات حتى عند توفر الضوء. أما درجة الحرارة الأعلى من ٣٠°م تسبب في غلق الثغور ويُعزى ذلك إلى زيادة تركيز غاز CO_2 بسبب زيادة في معدل التنفس، وهناك بعض الحالات الشاذة حيث تبقى الثغور مفتوحة في نباتات القطن والبصل حتى درجة ٤٠°م.

٣- المحتوى المائي Water Content

يؤثر المحتوى المائي للنبات تأثيراً كبيراً في حركة الثغور، والجهد المائي للنبات هو العامل المهم في السيطرة على تلك العملية. فعندما يتعرض النبات إلى حالة من الإجهاد المائي بسبب زيادة عملية النتح مقارنة مع الامتصاص أو عندما ينمو النبات تحت ظروف الجفاف والملوحة فإن الثغور تُغلق جزئياً أو كلياً. وفي الحقيقة بأن غلق الثغور تحت هذه الظروف يعد حالة تكيفية للمحافظة على المحتوى المائي للنبات. ويمكن أن يعزى ذلك إلى:

(أ) قد يزيد الإجهاد المائي من محتوى النشا في الخلايا الحارسة بينما يقل في الخلايا المجاورة ويحدث العكس عند توفر الماء.

(ب) الإجهاد المائي يزيد من محتوى حامض الإبسيسيك Abscisic Acid ويقلل من محتوي السايتوكاينينات Cytokinins. وهذا من شأنه أن يؤدي إلى زيادة ضخ البوتاسيوم خارج الخلية الحارسة ويمنع دخوله إليها مما يسبب في زيادة الجهد المائي للخلية الحارسة مقارنة مع الخلايا المجاورة ومن ثم تعجيل حركة الماء إلى خارج الخلية الحارسة وانكماشها وغلق الثغور (شكل ٤-١٥).

٤- تركيز غاز ثاني أكسيد الكربون في الورقة

Concentration of Carbon Dioxide in the Leaf

تُفتح الثغور عادة في الضوء وتُغلق في الظلام ويرتبط ذلك بزيادة أو نقصان غاز ثاني أكسيد الكربون حيث يستهلك هذا الغاز خلال النهار بعملية البناء الضوئي بينما يتراكم في الليل كونه يُطرح بعملية التنفس. إن نقص تركيز غاز CO_2 في نسيج الورقة يؤدي دائماً إلى فتح الثغور حتى لو كان ذلك في الليل والعكس فإن زيادة تركيز غاز CO_2 أعلى مما في الهواء الجوي يؤدي إلى غلق الثغور حتى في النهار وبوجود الضوء. وسبق وأن دُرست فرضية النشا - السكر والتي وضحت بشكل جلي أهمية الرقم

الهيدروجيني pH في تحول النشا إلى سكر وبالعكس.

٥- التغير في النفاذية Changes in Permeability

إن التغير في حموضة السايتوبلازم يؤدي إلى تغير في درجة النفاذية وأن ذلك يؤدي إلى تغير في تراكم أو ضخ المواد الذائبة من الخلية وإليها.

إضافة إلى هذه العوامل فهناك عوامل بيئية تؤثر في عملية النتح ومن تلك العوامل الرطوبة النسبية والرياح وتوفر ماء التربة. غير أن هناك بعض العوامل الداخلية والتي تخص النبات وهذه العوامل هي:

(أ) نسبة المجموع الجذري/المجموع الخضري Root-Shoot ratio: لقد وجد أن عملية النتح تزداد مع زيادة نسبة المجموع الجذري - المجموع الخضري. وفي الحقيقة بأنه إذا كانت الظروف مؤاتية للنتح، فإن كفاءة سطح الامتصاص وسطح التبخر تحددان معدل النتح.

(ب) مساحة الورقة Leaf area: إن زيادة المساحة الكلية للأوراق تؤدي إلى فقد كبير للماء بعملية النتح. غير أن معدل عملية النتح (كمية الماء المفقود بوحدة المساحة) يكون في النباتات ذات المساحة الورقية الصغيرة أكبر منه في النباتات ذات المساحة الورقية الأكبر إذا كانت كفاءة المجموع الجذري في المجموعتين من النباتات متساوية.

(ج) تركيب الورقة Leaf structure: يؤثر تركيب الورقة في معدل النتح، فَتُظهر النباتات بعض التحورات للتأقلم للتغيرات في البيئة. فعلى سبيل المثال، فإن أوراق النباتات الجفافية تتميز بوجود أدمة (كيوتكل Cuticle) وجدر سميكة وبارنشيما جيدة التكوين وثغور غائرة ... إلخ، وهذا من شأنه أن يؤثر في فقد الماء.

أهمية النتح Significance of Transpiration

ويُقصد بأهمية النتح سلبيات النتح وإيجابياته.

١- سلبيات النتح

يؤدي النتح إلى تعرض النباتات إلى إجهاد مائي خاصة تلك النامية في المناطق الجافة والتي تتعرض إلى درجة حرارة عالية حيث يزداد معدل النتح على معدل الامتصاص. وهذا من شأنه أن يؤدي إلى حدوث تغيرات سلبية في نمو النبات ذلك أن كميات كبيرة من الماء الممتص تهدر بواسطة هذه العملية. وكما ذُكر سابقاً فإن ٥٪ من

الماء الممتص فقط يستخدم من قبل النبات.

ب - إيجابيات النتح

وتتلخص بما يلي:

(١) تبريد الورقة: تفقد الورقة بعض حرارتها بسبب النتح. بذلك يساهم في خفض درجة حرارة الورقة بحيث تقل عن درجة حرارة الهواء المحيط في الأيام الحارة بمقدار ٢ - ٣°م.

(٢) إمتصاص العناصر الغذائية وانتقالها: كان هناك اعتقاد بأن امتصاص العناصر الغذائية يكون مصاحباً لحركة ماء النتح. غير أن الدراسات قد أثبتت بأن تلك العناصر تمتص امتصاصاً نشطاً إلى داخل الجذر ومن ثم تُنقل فيزيائياً حينما تصل إلى الخشب في منطقة الجذر. ويمكن أن تسحب العناصر بطريق الانسياب الكتلي للماء عندما تكون عملية النتح سريعة.

(٣) التأثير في النمو: هناك بعض الأدلة على أن النتح يؤثر في نمو النبات. وقد قدمت بعض الملاحظات بهذا الخصوص:

(أ) لوحظ توقف نمو براعم بعض النباتات بزيادة الرطوبة وانخفاض معدل النتح.

(ب) لوحظ أن زيادة معدل النتح على معدل الامتصاص يعرض النبات إلى حالة من الإجهاد المائي وبالتالي فإن هذه الظروف تؤدي إلى تثبيط تكوين البروتينات وإلى التعجيل بهدمها. وتساهم هذه الأحماض في خفض الجهد المائي للنبات وبالتالي رفع كفاءة النبات في امتصاص الماء والامتلاء المثالي Optimum turgor للتفاعلات.

الفصل الخامس

النقل اللحائي
Phloem Translocation

لقد نوقش انتقال الماء في الفصل الرابع، حيث أن معظم الماء والأيونات اللاعضوية تنتقل بواسطة عناصر الخشب بما يحويه من أوعية خشبية وقصيبات من الجذر حتى الورقة. وثمة نظام اخر يضطلع بمهمة نقل الذائبات العضوية المصنعة بالورقة. ويشتمل هذا النظام على عناصر اللحاء التي تضم الأنابيب الغربالية (المنخلية) والخلايا المرافقة. والنقل اللحائي في حقيقته ماهو إلا حركة نواتج عملية البناء الضوئي من الأوراق مكتملة النمو إلى مناطق النمو والخزن. هذا فضلاً عن أن اللحاء يقوم بإعادة توزيع الماء ومركبات مختلفة خلال جسم النبات.

أدلة دور اللحاء في نقل الذائبات

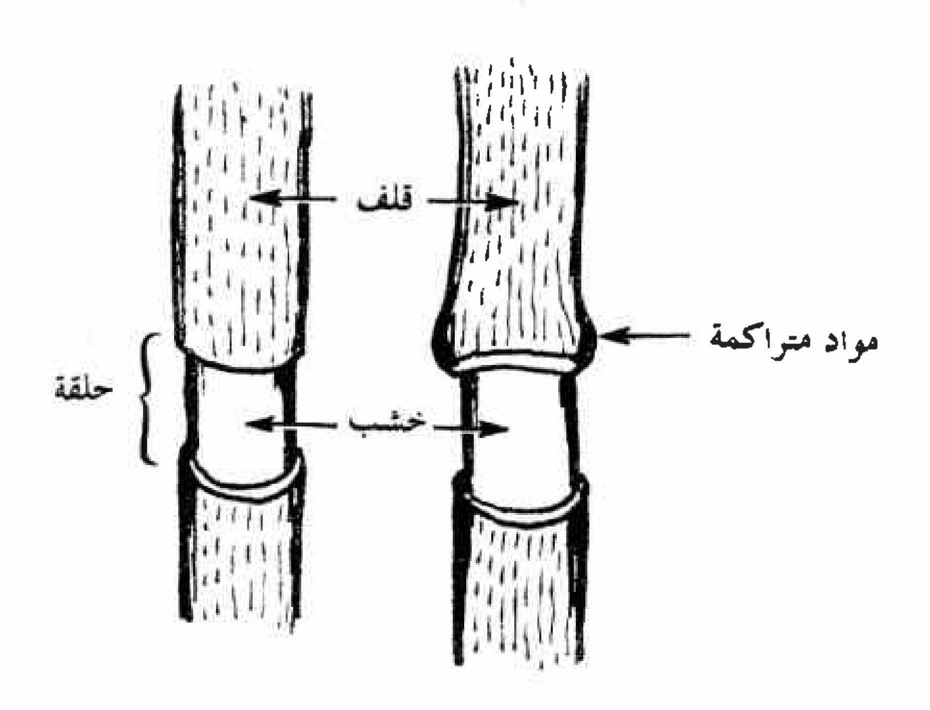
هناك عدد من الأدلة التي تؤكد على أن اللحاء يؤدي دوراً رئيسياً في نقل الذائبات والتي يمكن إيجازها بما يلي:

١- النضح من الشقوق في القلف Exudation from incision in bark

يُلاحظ نضح سائل يحوي سكريات بتركيزات عالية عند عمل شق في قلف شجرة نفضية Deciduous. وعند إجراء الفحص الدقيق يتضح أن هذا النضح من عناصر الأنابيب الغربالية.

٢- تجارب التحليق Ringing or girdling experiments

تتلخص هذه التجارب بإزالة جزء من قلف الأشجار ونسيج اللحاء بشكل حلقة كاملة، وهذا من شأنه أن يسبب إيقاف الحركة السفلية للذائبات العضوية. ويوضح الشكل (٥-١) جزء من الساق بعد عملية التحليق مباشرة وبعد فترة من الزمن حيث يُلاحظ انتفاخ النسيج أعلى الحلقة نتيجة لتراكم الذائبات.



شكل (٥-١)

شكل يمثل تأثير التحليق بإزالة قلف ولحاء الشجرة حيث يمكن ملاحظة الجزء العلوي من الحلقة المنتفخ نتيجة لتجمع المواد العضوية مقارنة مع الجزء السفلي من الحلقة

٣- تحليل العصير من خرطوم حشرة المن التي تمتص عصارة النبات

Analysis of sap from aphid stylet

هناك حشرة تدعى حشرة المن *Longistigma caryae* تمتص العصارة النباتية وذلك بغرز جزء من الخرطوم في الأنبوب الغربالي. وتجري التجربة أثناء قيام الحشرة بعملية الامتصاص وفي تلك اللحظة تخدر بواسطة تيار من ثاني أكسيد الكربون. وبعد ذلك يُقطع جسم الحشرة تاركين الخرطوم كأنبوب يربط محتويات الأنبوب الغربالي مع الخارج. وبما أن هناك ضغط هيدروستاتيكي Hydrostatic pressure في الأنبوب الغربالي قد يصل إلى ٢ ميجا باسكال فإن عصير الأنبوب الغربالي ينزف من خلال خرطوم

الحشرة. ويمكن جمع قطرات من هذا العصير وتحليلها والتأكد من أن نقل الذائبات العضوية يحدث خلال الأنابيب الغربالية (شكل ٥-٢).

٤- إستخدام النظائر المشعة Use of radioactive isotops

أجريت تجارب معقدة باستعمال النظائر المشعة باستخدام الكربون المشع (^{14}C) أو الهيدرروجين الثقيل (^{3}H) Tritium. وتمت دراسة حركة المركبات المتكونة بعملية البناء الضوئي. وثمة تجارب أخرى باستعمال سكريات مشعة مباشرة للورقة وبعد ذلك يُشخص مسار نقل السكريات وتحديد موقع النسيج الذي به النظير المشع باستخدام تقنية التصوير الشعاعي الذاتي Autoradiography.

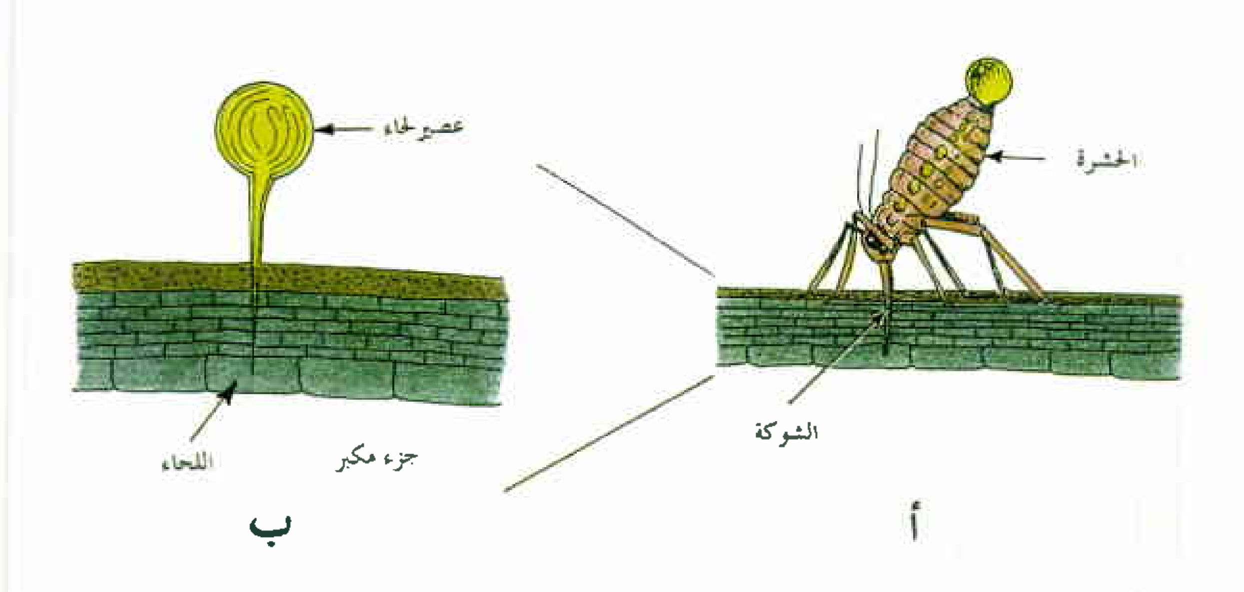
إن نتائج هذه التجارب جاءت لتؤكد ماتوصل إليه العلماء في وقت مبكر من أن اللحاء يقوم بعملية نقل الذائبات العضوية.

تركيب اللحاء Structure of Phloem

تتألف عناصر اللحاء في قسم النباتات الزهرية Anthophyta من الأنابيب الغربالية Sieve tubes والخلايا المرافقة Companian cells (شكل ٥-٣) والبارنشيمية Parenchyma والألياف Fibers فضلاً عن السكلريدات Sclereides. غير أنه في هذا المجال لابد من مناقشة الجوانب التركيبية ذات الصلة بالأنشطة الفسيولوجية لأن تركيب عناصر اللحاء قد يُحوَّر كي يُلائم عملية توصيل الذائبات. تمتاز عناصر اللحاء بمميزات فريدة، فهي تفتقد للعديد من التراكيب التي توجد بشكل طبيعي في الخلايا الحية بما فيها الخلايا الإنشائية (المرستيمية) Meristematic cells التي تشكلت منها العناصر الغربالية. فعلى سبيل المثال، تفتقد العناصر الغربالية للنواة وغشاء الفجوة وجهاز جولجي والرايبوسومات فضلاً عن الخيوط الدقيقة Microfilaments والأنيبيبات الدقيقة Microtubules. لكن عناصر اللحاء تحوي بعض العضيات الأخرى المحورة مثل المايتوكوندريا والبلاستيدات والشبكة الأندوبلازمية الملساء، ويصبح السايتوبلازم والفجوة نظاماً واحداً. ومن الجدير بالملاحظة أن مايتوكوندريا الأنبوب الغربالي تحوي أغشية داخلية (كرستات Cristae) قليلة مقارنة مع المايتوكوندريا في الخلايا الأخرى.

أما التغيرات في الجدار فهي تكوين فتحات في الجدر الفاصلة بين الأنبوبين الغرباليين. وهذه الفتحات تشكل مايسمى بالصفيحة الغربالية Sieve plate. كما توجد فتحات في الجدر الجانبية للأنبوب الغربالي. إن حدود كل فتحة تصبح مطمورة عند

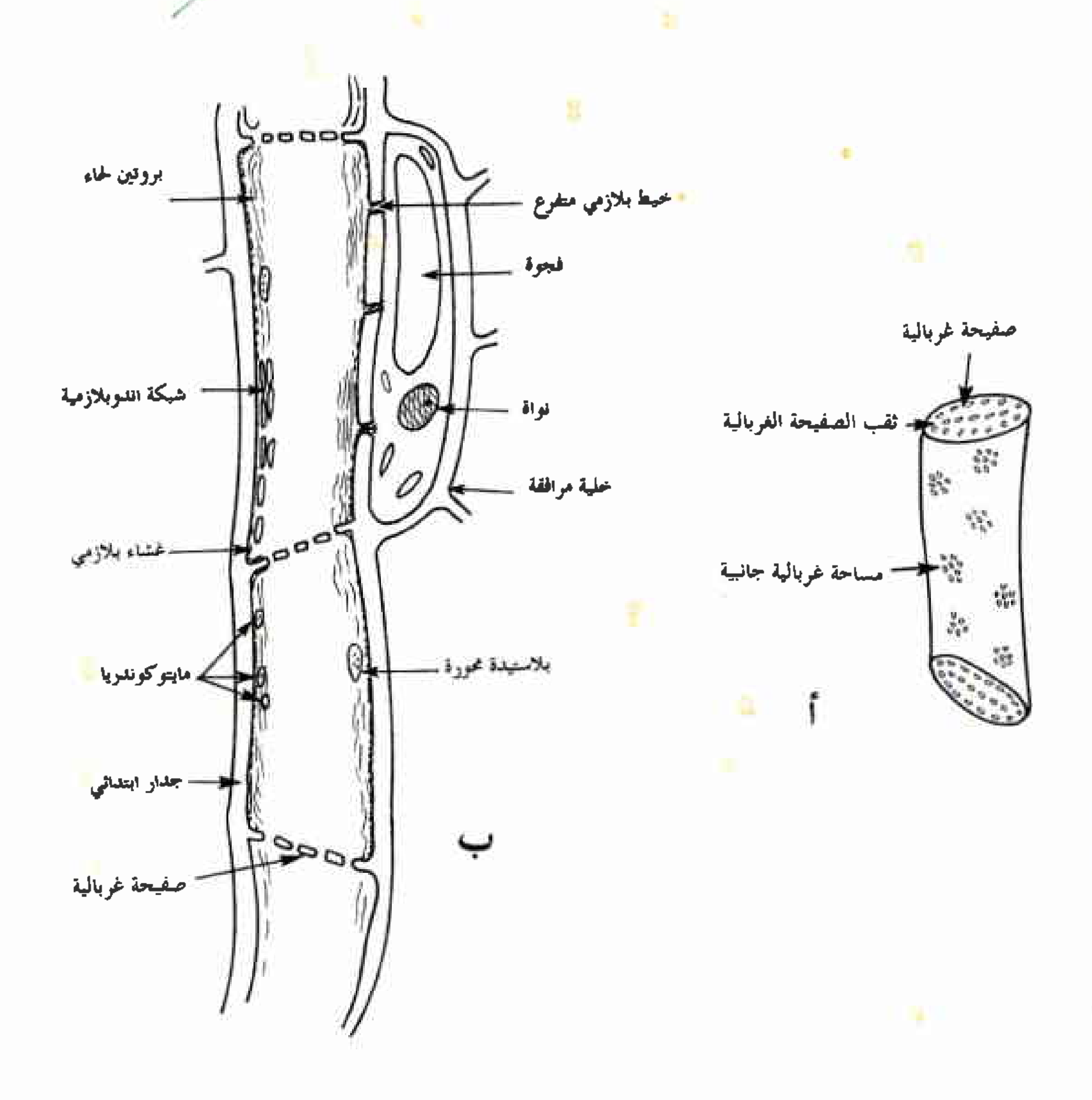
اكتمال النمو بمادة الكالوس Callose التي هي عبارة عن مادة عديدة التسكر. وتُبنى مادة الكالوس بوساطة إنزيم Callose synthase وهو مُنَظَّم بشكل عمودي في الغشاء البلازمي والذي يستفيد من مادة تفاعل آتية من السايتوبلازم ليكون نواتج تترسب على سطح الجدار. ويتراوح قطر الفتحات الغربالية بين ١ - ١٥ مايكرومتر. ومن الجدير بالذكر بأن جدر الأنابيب الغربالية غير ملجننة Nonlignified لكنها في بعض الحالات يكون بها جدار ثانوي.



شكل (٥-٢)

(أ) حشرة المن *Longistigma caryae* وقد غرزت خرطومها لامتصاص عصارة اللحاء

(ب) تجميع عصارة اللحاء بعد إزالة جسم الحشرة وبقاء خرطوم الحشرة كأنبوب من خلاله ينضح اللحاء بفعل الضغط الهيدروستاتيكي له
(Mader, 1998)



شكل (٥-٣)

تركيب اللحاء

(أ) منظر خارجي يُظهر الصفائح الغربالية والمساحات الغربالية الجانبية

(ب) قطاع طولي يبين عنصرين من الأنابيب الغربالية مرتبطين ليكونا أنبوب غربالي

تمتاز عناصر الأنبوب الغربالي لنباتات ذوات الفلقتين وكثير من نباتات ذوات الفلقة الواحدة بأنها غنية ببروتين خاص يسمى بروتين اللحاء P-protein (شكل ٥-٤).

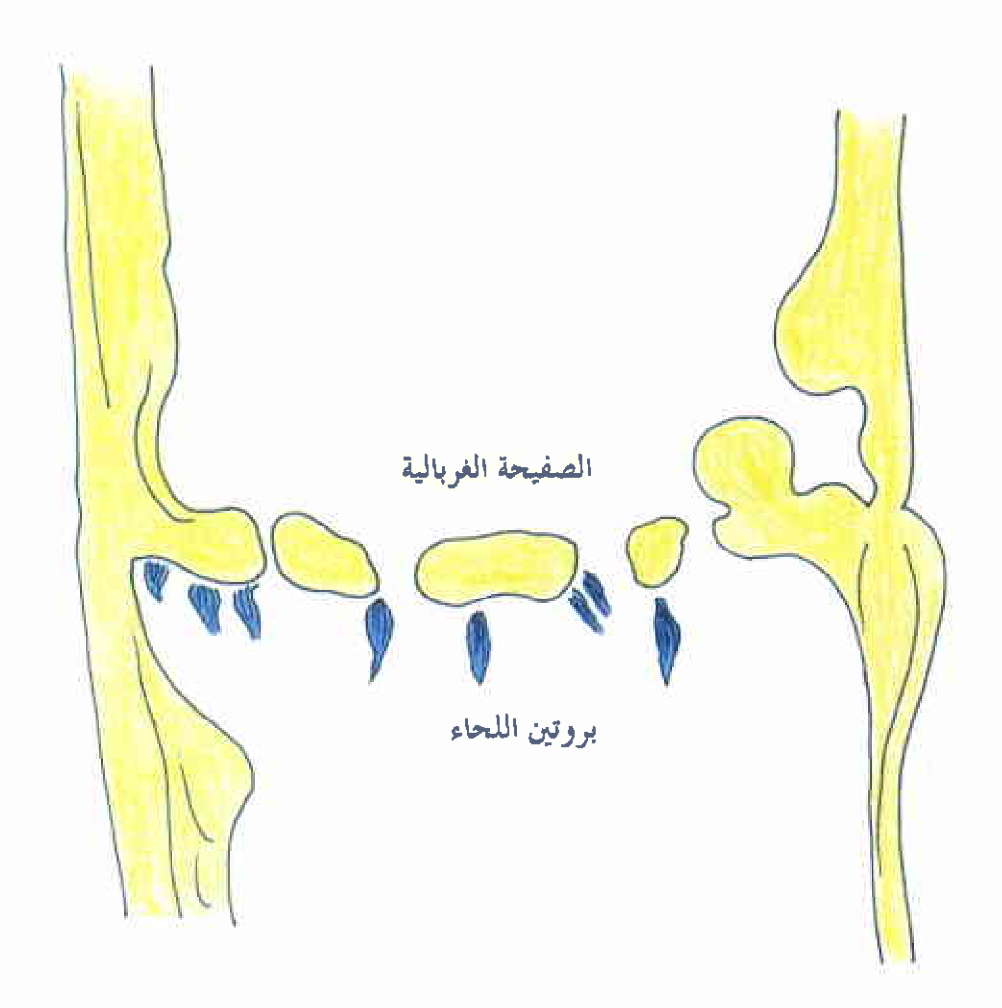
وكان بروتين اللحاء يعرف سابقاً على أنه مادة لزجة أو جلاتينية. ويوجد هذا البروتين بأشكال مختلفة أنبوبية، ليفية، حبيبية أو بلورية، ويعتمد ذلك على النوع النباتي ودرجة اكتمال نمو الخلية. ومن الجدير بالذكر بأن بروتين اللحاء يقوم بسد فتحات الصفيحة الغربالية للعنصر الغربالي المتضرر أو المقطوع لتفادي تسرب مكوناته باتجاه النهاية المقطوعة. وحديثاً فقد وصف بروتين اللحاء في نبات القرع عند المستوى الجزيئي واتضح بأنه مؤلف من نوعين رئيسيين من البروتينات وهما: بروتين اللحاء الخيطي Phloem filament protein (PP1) وليكتن اللحاء Phloem lectin (PP2). ويقوم المورث أو الجين الخاص بالبروتين PP1 بتشفير Encode بروتين ذو تعاقبات مكررة من الأحماض الأمينية ذو أربعة حقول Four domains ويحوي تراكيب مشابهة لمثبطات سيستين بروتينيز Cysteine proteinase. وهناك اعتقاد سائد في الوقت الحاضر بأن عملية بناء PP1 و PP2 تجري في الخلايا المرافقة والتي تنتقل فيما بعد إلى العناصر الغربالية عبر الخيوط البلازمية حيث يرتبطان لتشكيل بروتين اللحاء.

إن كل عنصر من عناصر الأنابيب الغربالية مشترك مع واحدة أو أكثر من الخلايا المرافقة. وهناك عدد كبير من الارتباطات بين الخلايا والتي تدعى بالخيوط البلازمية التي تخترق الجدر بين الأنبوب الغربالي والخلية المرافقة. وهذا يوحي بأن هناك علاقة وظيفية فضلاً عن تسهيل عملية النقل بين العنصرين. وقد تكون الخيوط البلازمية معقدة ومتفرعة في جهة الخلية المرافقة. تقوم الخلايا المرافقة بتزويد ATP للأنبوب الغربالي وتنتقل منتجات عملية البناء الضوئي من النسيج المتوسط إلى الخلايا المرافقة وبعدها إلى الأنبوب الغربالي.

توجد في بعض الأنواع النباتية خلايا وسطية Intermediary cells والتي قد تؤدي ذات الدور الذي تؤديه الخلايا المرافقة. كما أن لبعض أنواع الخلايا المرافقة جدر خلوية داخلية متعددة تضاعف أسطح الأغشية البلازمية الخلوية، وهذه تساهم في زيادة كفاءة نقل المواد التمثيلية Assimilates من النسيج المتوسط إلى الأنابيب الغربالية. وتدعى هذه الخلايا بالخلايا الناقلة Transfer cells.

ومن جانب آخر يمتاز اللحاء في عاريات البذور بوجود خلايا غربالية Sieve cells بدون وجود صفائح غربالية ولكن توجد مساحات غربالية Sieve areas بين تلك العناصر. وتمتاز فتحات تلك المساحات بوجود أغشية وتُفقد بروتينات اللحاء من هذه العناصر. وأخيراً تقوم الخلايا الزلالية Albuminous cells بذات الدور الذي تقوم به الخلايا المرافقة

في النباتات الزهرية.



شكل ٥-٤

شكل (٥-٤)

قطاع طولي في الأنبوب الغربالي ويتضح في الشكل بروتين اللحاء متدلي من الصفيحة الغربالية (Bidwell, 1979)

طبيعة المواد المنقولة في اللحاء

Nature of Materials Translocated in the Phloem

الماء أكثر المواد وفرة ضمن المواد المنقولة باللحاء. وتنتقل مع الماء الذائبات والتي تتكون من المواد السكرية والمواد الأخرى. ويوضح الجدول (٥-١) المكونات الكيميائية في لحاء نوعين من النباتات.

جدول (٥-١)

المكونات الكيميائية في لحاء نوعين من النبات

المادة	التركيز (ملجم/سم٣)	
	الخروع	القرع
السكريات	٨٠ - ١٠٦	٥ر٠ - ١٢
الأحماض الأمينية	٥ر٢	٥ - ٣٠
الأحماض العضوية	٢ - ٣ر٢	٣ - ٥
البروتينات	١ر٤٥ - ٢ر٢٠	٧٦ر٢ - ١١٢ر٢
الكلوريد	٣٥٥ر٠ - ٦٧٥ر٠	٤١ر٠ - ١٧٦ر٠
الفوسفات	٣٥٠ر٠ - ٥٥٠ر٠	٢٨ر٠ - ٨٣ر٠
البوتاسيوم	٢ر٣٠ - ٤ر٤	٢ر١ - ٤ر٦
المغنيسيوم	١٠٩ر٠ - ١٢٢ر٠	١٦ر٠ - ٣٣ر٠

(Taiz and Zeiger, 1991)

وقد صممت عدة طرق لغرض الحصول على العصير اللحائي فيمكن استعمال محقنة دقيقة أو خرطوم حشرة المن بالرغم مايكتنفها من صعوبات ومعاناة فضلاً عن وجوب توفر المهارة اللازمة لذلك. وقد دلت النتائج أن الكربوهيدرات المنقولة تكون دائماً بشكل سكريات غير مختزلة وذلك لأنها أقل فاعلية من السكريات المختزلة. ويعد السكروز أو المركبات الكربوهيدراتية الحاوية على السكروز من المركبات الأكثر نقلاً في اللحاء. ومن أمثلة تلك المركبات رافينوز Raffinose وستاكيوس Stachyose وفيرباسكوس Verbascose. وإضافة إلى تلك المركبات يمكن ملاحظة المانيتول Mannitol وسوربيتول Sorbitol. أما المركبات النيتروجينية فهي مركبات عضوية بشكل أحماض أمينية مثل

أحماض الجلوتاميك Glutamic والاسبارتيك Aspartic والأميدات Amides مثل الجلوتامين Glutamine والاسباراجين Asparagine فضلاً عن اليوريدات Ureides في بعض النباتات. أما سرعة انتقال المواد في اللحاء فيمكن التعبير عنها بطريقتين:

أ - السرعة Velocity: وهي المسافة الطولية المقطوعة في وحدة الزمن (ملم/ساعة).

ب - معدل نقل الكتلة Mass transfer rate: وهو كمية المادة المارة عبر العناصر الغربالية في وحدة الزمن (جم/ ملم٢/ ساعة).

وفي الحالتين يمكن استعمال المواد المشعة مثل ثاني أكسيد الكربون ذو كربون مشع (^{14}C) أو (^{11}C) حيث تعامل الورقة لفترة من الزمن بهذا المركب وتتم متابعة الإشعاع بواسطة أجهزة خاصة Detector. وقد تراوحت سرعة حركة المواد المختلفة باستعمال تقنيات مختلفة مابين ٣٠٠ - ١٥٠٠ ملم/ساعة. وفي دراسة أخرى. فقد غذي حامل ثمرة القرع بمادة مشعة ثم حسبت سرعة انتقال المواد بالاعتماد على طريقة نقل الكتلة حيث وجد أن تلك السرعة تعادل تقريباً ١٦٤ر٠ جم / ملم٢/ساعة.

تحميل وتفريغ اللحاء Phloem Loading and Unloading

مما لاشك فيه أن عملية تحميل وتفريغ اللحاء من أهم العمليات الخاصة بتنظيم نقل وتوزيع المواد التمثيلية بين المصرِّفات Sinks المتنافسة وبالتالي تؤدي الدور الكبير في إنتاجية النباتات. ويمكن تعريف عملية التحميل بأنه إيصال المواد المصنوعة في النسيج المتوسط (خلايا المصدر Source cells) لغاية عناصر اللحاء الغربالي، أما عملية التفريغ فهو إيصال تلك المواد من العناصر الغربالية إلى أماكن الخزن (خلايا المصرِّف Sink cells). وهناك ثلاث خطوات رئيسية لعملية التحميل هي:

أ - تتحرك السكريات الثلاثية المفسفرة من البلاستيدة الخضراء إلى السايتوسول حيث تجري سلسلة من تفاعلات كيموحيوية تنتهي بتكوين السكروز. هذه التفاعلات ستتم مناقشتها في الفصل الحادي عشر.

ب - يتحرك السكروز من خلايا النسيج المتوسط إلى منطقة قريبة من العناصر الغربالية في العروق الصغيرة للورقة. ويشمل هذا المسار مسافة خليتين أو ثلاث خلايا والذي يدعى مسار النقل للمسافات القصيرة Short-distance transport pathway

ج - يُنقل السكر بآلية نشطة إلى عناصر اللحاء. ويُشار إلى عملية نقل الذائبات خلال النظام الوعائي لغاية المصرِّف بأنها عملية نقل للمسافات الطويلة Long-distance transport.

ويمكن تلخيص عملية تحريك السكروز من النسيج المتوسط حتى العناصر الغربالية فيما يلي:

١- إن عملية التحميل تحتاج طاقة حيوية وهي تجري ضد التدرج في الجهد الكيميائي. وقد قدمت أدلة على ذلك حيث باستعمال مثبطات عملية التنفس التي تنقص تركيز أدينوسين ثلاثي الفوسفات ATP الغني بالطاقة فإن ذلك من شأنه أن يثبط عملية تحميل السكروز المعامل للنبات خارجياً Exogenous.

٢- دلت الدراسات أن مسار السكروز من النسيج المتوسط وحتى العناصر اللحائية تكون أساساً من خلال نظام السايتوبلازم (النظام الحي) Symplast وعبر الخيوط البلازمية بين الخلايا. وقد يكون جزءاً يسيراً من حركة السكروز عن طريق نظام الجدر الخلوية والمساحات البينية Apoplast. ومما يشجع حركة السكروز في نظام الجدر الخلوية هو احتوائها على كمية مناسبة من العناصر الغذائية كالبوتاسيوم، لكن الآلية الفعلية لتحريك السكروز في ذلك النظام تجري دراستها. أما عملية تحريك السكروز من نظام الجدر الخلوية إلى العناصر اللحائية (الأنابيب الغربالية أو الخلايا المرافقة) فيبدو أنه تحت تأثير الجهد الأزموزي وجهد الضغط للعناصر الغربالية. وتبعاً لذلك فإن نقص تركيز السكروز في العناصر الغربالية مع هبوط انتفاخها يساعد في عملية ضخ السكروز تحت وساطة حامل السكروز Sucrose carrier.

٣- عملية التحميل في عناصر اللحاء إنما هي خاصة لمركبات خاصة منقولة في هذه العناصر مثل السكروز حيث هناك مركبات حاملة مرتبطة خاصة موجودة في الأغشية البلازمية Membrane-bound carriers.

٤- هناك مركبات أخرى مثل الأحماض العضوية وهرمونات النبات يمكن أن توجد في العصارة اللحائية بتركيزات منخفضة مما للكربوهيدرات. ومن المحتمل أن تكون عملية تحميل تلك المركبات بآليات الانتشار البسيط عبر الطبقة الدهنية المزدوجة للغشاء البلازمي، أو يمكن أن يكون ذلك بواسطة حامل خاص بدون صرف طاقة.

٥- عملية تحميل السكروز إلى العناصر الغربالية بالآلية النشطة تكون بطريقتين رئيسيتين هما:

أ - النقل النشط الابتدائي Primary active transport. حيث يقوم بروتين خاص في الغشاء البلازمي بتحليل ATP والاستفادة من الطاقة المتحررة لتحريك الذائبات عبر الغشاء البلازمي ضد التدرج في الجهد الكيميائي.

ب - النقل النشط الثانوي Secondary active transport. حيث يتضمن استعمال

الطاقة المتحررة من تحليل ATP لغرض تكوين تدرج أيوني أو بروتوني. ترتبط تلك الأيونات أو البروتونات مع المواد المراد نقلها حيث تنتقل سوية بواسطة النقل المتزامن Symport أو النقل المشترك Cotransport.

ومن جانب آخر فإن عملية تفريغ اللحاء Phloem unloading عبارة عن إخراج السكريات المنقولة في عناصر اللحاء الغربالية إلى أنسجة المصرِّفات والتي قد تكون أماكن خزن لتلك المركبات مثل الجذور النامية والدرنات والتراكيب التكاثرية. وهناك بعض الحقائق حول الموضوع وهي:

أ - قد تكون عملية التفريغ من خلال نظام السايتوبلازم أو نظام الجدر الخلوية. وحينما تكون عملية التفريغ عن طريق نظام السايتوبلازم فإن الخيوط البلازمية تؤدي الدور الرئيسي في إيصال السكروز إلى المصرِّفات حيث تجري تفاعلات حيوية في السايتوسول أو حتى في الفجوة قبل دخولها في المسارات الأيضية. لكن تلك التفاعلات يمكن أن تجري في الجدر الخلوية أو في المساحات البينية إذا كان دخول السكروز عن طريق نظام الجدر الخلوية. إضافة إلى ذلك فإن السكروز يمكن أن يدخل خلية المصرِّف بدون أن ينشطر حيث تجري عملية التحليل في السايتوسول أو في الفجوة.

ب - تقوم المركبات الحاملة بتسهيل مرور السكروز إذا كان ذلك عن طريق الأغشية البلازمية، ومن جانب آخر فإن مرور السكريات عن طريق الخيوط البلازمية يكون بآلية غير نشطة (سلبية) حيث ينتقل السكروز من منطقة التركيز العالي إلى التركيز المنخفض في خلايا المصرِّف. وفي كل الحالات فإن عملية التنفس تقوم بتوفير ATP لتحويل السكروز إلى مركبات أخرى مهمة لعملية النمو. فالطاقة الحيوية مطلوبة بشكل مباشر للمصرِّفات النامية لاغراض للتنفس وتفاعلات البناء الحيوي وبشكل غير مباشر لامتصاص المغذيات.

ومن الجدير بالذكر فإن دخول السكروز إلى سايتوسول خلايا المصرِّف تكون بآلية النقل المتزامن بين السكروز والبروتونات Sugar-proton symport، أما دخول هذا المركب لفجوات تلك الخلايا فإنها تكون بآلية متضادة Sucrose-proton antiport. وفي هذه الحالة فإن إنزيم ATPase يضخ البروتونات للفجوة حيث يقوم حامل النقل المتضاد Antiport carrier بتحريك السكروز للفجوة بالتبادل مع البروتونات التي تخرج مع التدرج في الجهد الكهروكيميائي.

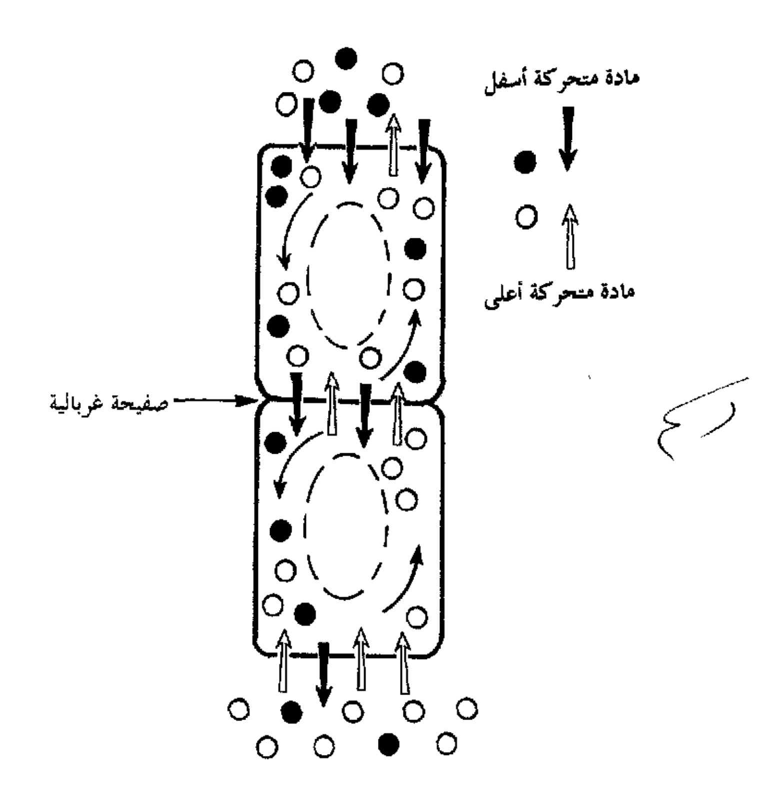
Mechanisms of Transport آليات النقل

[لقد كانت آليات النقل اللحائي موضوع دراسات وأبحاث من الثلاثينيات وحتى منتصف السبعينيات من القرن العشرين الميلادي. وفي الوقت الحاضر فإن النظرية الوحيدة المقبولة تدعى فرضية الانسياب الضغطي (نظرية مونخ) Pressure - Flow hypothesis والتي تفسر معظم النتائج الخاصة بموضوع آلية النقل اللحائي.] غير أن هناك مجموعة من الآليات والتي تفسر حركة الذائبات داخل أي من عناصر اللحاء أو عبر جدر تلك العناصر. ويمكن تصنيف النظريات على أنها نشطة Active وغير نشطة (سلبية) Passive لكن الطاقة مطلوبة لغرض تحميل اللحاء من المصادر Sources أو من المصرِّفات Sinks. وتفترض النظريات النشطة بأنه ثمة صرف طاقة يكون مطلوباً لتوجيه عملية النقل في العناصر الغربالية، بينما في النظريات السلبية فإن الطاقة مطلوبة فقط لغرض الحفاظ على السلامة الوظيفية للعناصر الغربالية فحسب وليس لتوجيه عملية النقل بحد ذاتها.

آليات النقل قصير المدى: وتشمل

أ - نظرية التيار السايتوبلازمي Cytoplasmic Streaming Theory

حسب هذه النظرية، تُحمل الذائبات من نهاية إلى أخرى بواسطة التيار السايتوبلازمي (شكل ٥-٥) مع نقل عبر الصفيحة الغربالية بآلية الانتشار. لقد اُقترحت هذه النظرية لأول مرة عام ١٨٨٥ من قبل De Vries وتأيدت فيما بعد من قبل Curtis عام ١٩٣٥. ويمكن أن يحدث النقل إلى أعلى أو أسفل حسب ماتقتضية الحالة وبالتالي فإن هذه النظرية تمتلك الكفاءة لتفسير النقل المزدوج. وفي السنوات الأخيرة لم تلقى هذه النظرية الكثير من الدعم. وأهم الانتقادات التي وجهت لها هي أن حركة الذائبات بهذه الطريقة تحتاج إلى سايتوبلازم نشط أيضياً. وأن الأنابيب الغربالية مكتملة النمو غير فعالة لدرجة كبيرة وذلك لافتقارها إلى النواة. وبالرغم من ملاحظة التيار السايتوبلازمي في بعض النباتات إلا أنها لم تلاحظ في كثير من النباتات. وبالإضافة إلى ذلك فإنه لايوجد دليل بأن العناصر الغربالية تحوي خيوط الأكتين الدقيقة Actin microfilaments والتي تبدو فعالة في عملية التيار السايتوبلازمي.



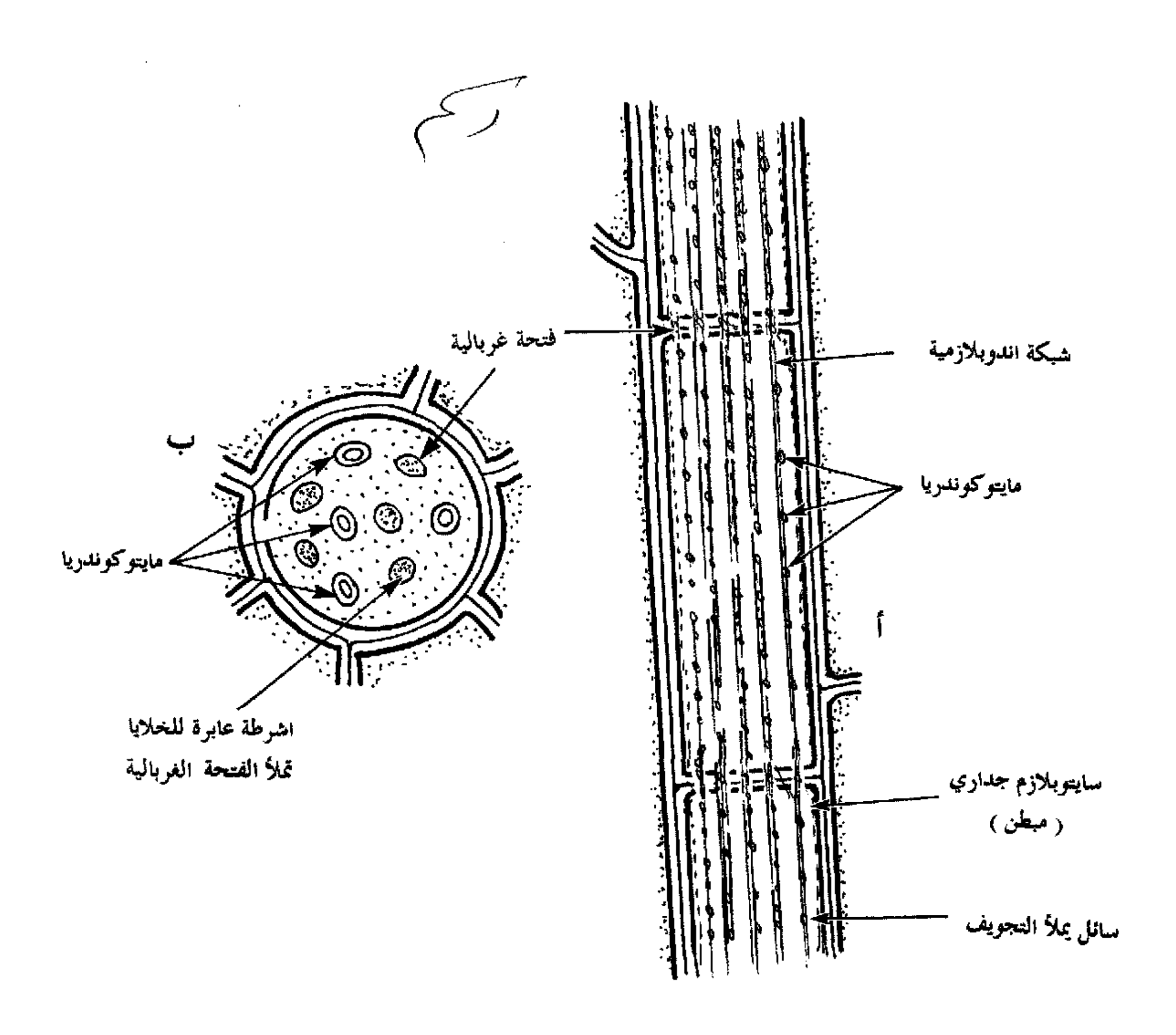
شكل (٥-٥)

شكل يوضح التيار السايتوبلازمي والذي يؤدي إلى عملية نقل مزدوج مع التدرج في الانتشار في عناصر اللحاء الغربالية

ب - التيار عبر الخلايا Transcellular Streaming

وهذه الفرضية عبارة عن تحوير لنظرية التيار السايتوبلازمي وقد اقترحها Thaine عام ١٩٦٤. وقد لوحظت أشرطة عابرة للخلايا Transcellular strands في الأنابيب الغربالية التي تحوي جسيمات (شكل ٥-٦). وتلك الأشرطة يمكن أن تتحرك إلى أعلى أو أسفل. ويمكن تعريف التيار عبر الخلايا بأنه حركة دقائق Particulates أو مكونات سائلة Fluid constituents للسايتوبلازم خلال صف طولي من خلايا مرتبة طولياً. وقد أُفترضت تلك الأشرطة على أنها أنيبيبات بروتينية الخصائص لإضفاء تمدد وتقلص إيقاعي على حركة الأشرطة.

لقد تأيدت هذه الفرضية في عام ١٩٧١ من قبل Aikman و Anderson حيث افترضا وجود سلاسل من تيارات على طول الأشرطة عبر الخلايا. كذلك فإن هذه الفرضية تفسر النقل المزدوج ذلك أن الأشرطة المختلفة ضمن الأنبوب الغربالي الواحد بمقدورها أن تحرك السكريات باتجاهات متعاكسة في آن واحد.



شكل (٥-٦)

(أ) قطاع طولي في عنصر غربالي يُظهر أشرطة عابرة للخلايا حاوية على جسيمات

(ب) قطاع عرضي لذات العنصر يوضح تلك الأشرطة

واجهت هذه الفرضية انتقادات جدية مثل كيفية تحول الطاقة الحيوية إلى قوة فيزيائية ضمن الأنبوب الغربالي، كما أن الأشرطة غير واضحة الخصائص فيما إذا كانت صلبة أو أنبوبية. وقد أجريت تجارب تأكيدية باستعمال مواد مشعة لكشف النقاب عن النقل المزدوج في العناصر اللحائية. واتضح أن آلية النقل المزدوج موجودة في العناصر الغربالية المختلفة لنفس الحزمة الوعائية. لكن لم تؤيد تلك التجارب مطلقاً موضوع وجود نقل مزدوج في ذات العنصر الغربالي.

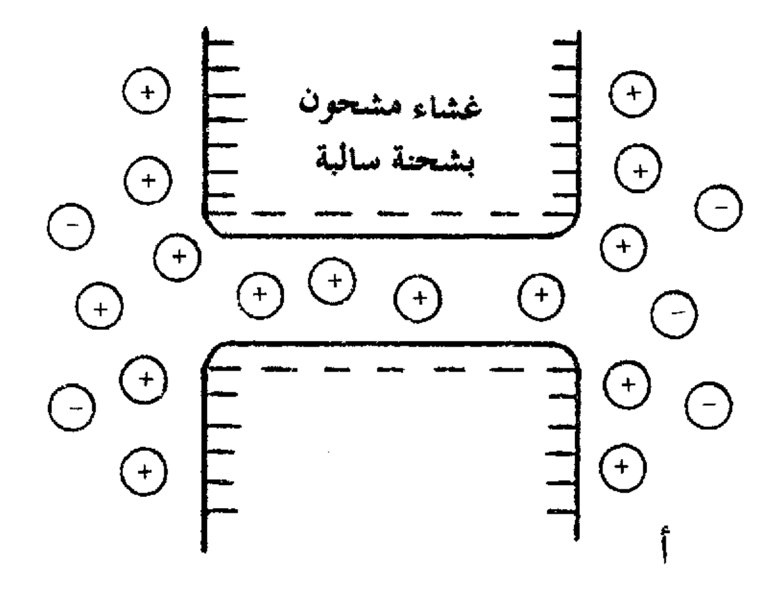
ج - النظرية الكهروأزموزية Electroosmosis Theory

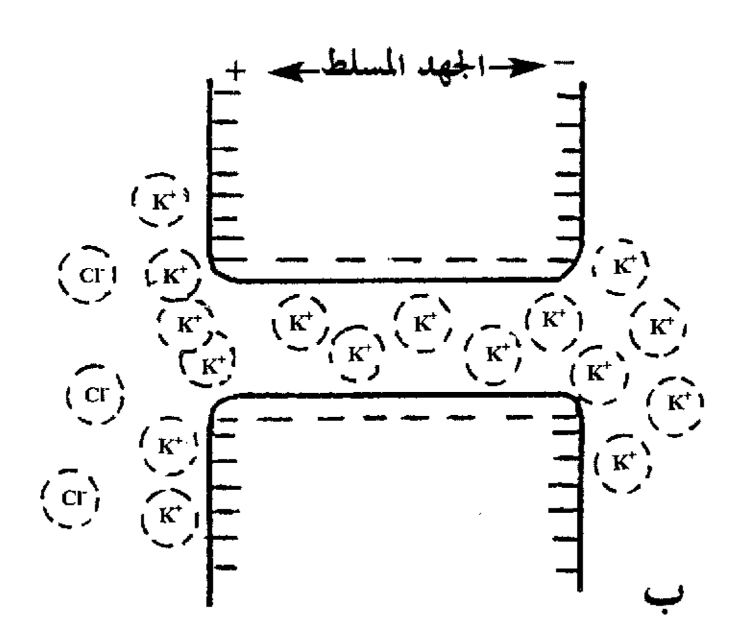
اُقترحت هذه النظرية من قبل Spanner و Jones (١٩٥٨ ; ١٩٧٠)، حيث أوضح الباحثان أن تيار أيونات البوتاسيوم تمر خلال الفتحات الغربالية بالكهروأزموزية (شكل ٥-٧) وأن جزيئات السكر الملتصقة بقوة مع أيونات البوتاسيوم تمر سوية. وتقوم الأنابيب الغربالية بالاستفادة من ATP لنقل أيونات البوتاسيوم وعليه فإن كل صفيحة غربالية تكون بمثابة محطة ضخ كهروأزموزية تقوم بدعم الانسياب الكتلي لمحلول السكر على فترات على طول الأنبوب الغربالي. إن هذه النظرية تفتقر إلى الأدلة التجريبية وأن الهجرة المستمرة للبوتاسيوم عبر الصفائح الغربالية تحتاج إلى توضيح حيث أن متطلبات الطاقة لتحريك البوتاسيوم كبيرة. هذا فضلاً عن أن هذه الآلية لاتتيح الحركة ثنائية الاتجاه لتحريك مواد مختلفة وبطريقة انتقائية وبمعدلات مختلفة.

د - الانتشار والضخ المنشَّطْ Activated Diffusion and Pumping

لاحظ علماء فسيولوجيا النبات في الثلاثينيات من القرن العشرين الميلادي بأن معدل النقل يتباين مع التدرج في تركيز السكروز في اللحاء حيث وُجد أن توزيع ذائب ما كالسكروز المشع مثلاً على طول الساق بعد وقت قصير من تجهيز ذلك الذائب عند المصدر هو دالة لوغارتمية للمسافة عن المصدر (شكل ٥-٨). وحركة المادة هنا متأتية من الانتشار لا الضخ أو آليات الانسياب أو التدفق الكتلي. هذا وقد أكد العلماء بأن ثمة خاصية غير محددة للبروتوبلازم من شأنها أن تقلل مقاومة الانتشار والتي لها دور في عملية تنشيط عملية الانتشار.

الآليات المختلفة للضخ قد اُقترحت في الثلاثين سنة الأخيرة والتي تنص بأن هناك محطات ضخ Pumping stations موجودة في نقاط على طول الأنابيب الغربالية مع مقدرة أيضية متأتية من الخلايا المرافقة أو الأنابيب الغربالية ذاتها. ولم تقبل أي من هذه الفرضيات بشكل عام وذلك لعدم وجود مايبرهن صحتها. ويمكن الرجوع إلى كتاب فسيولوجيا النبات لـ Bidwell (١٩٧٩) لمزيد من التفاصيل.





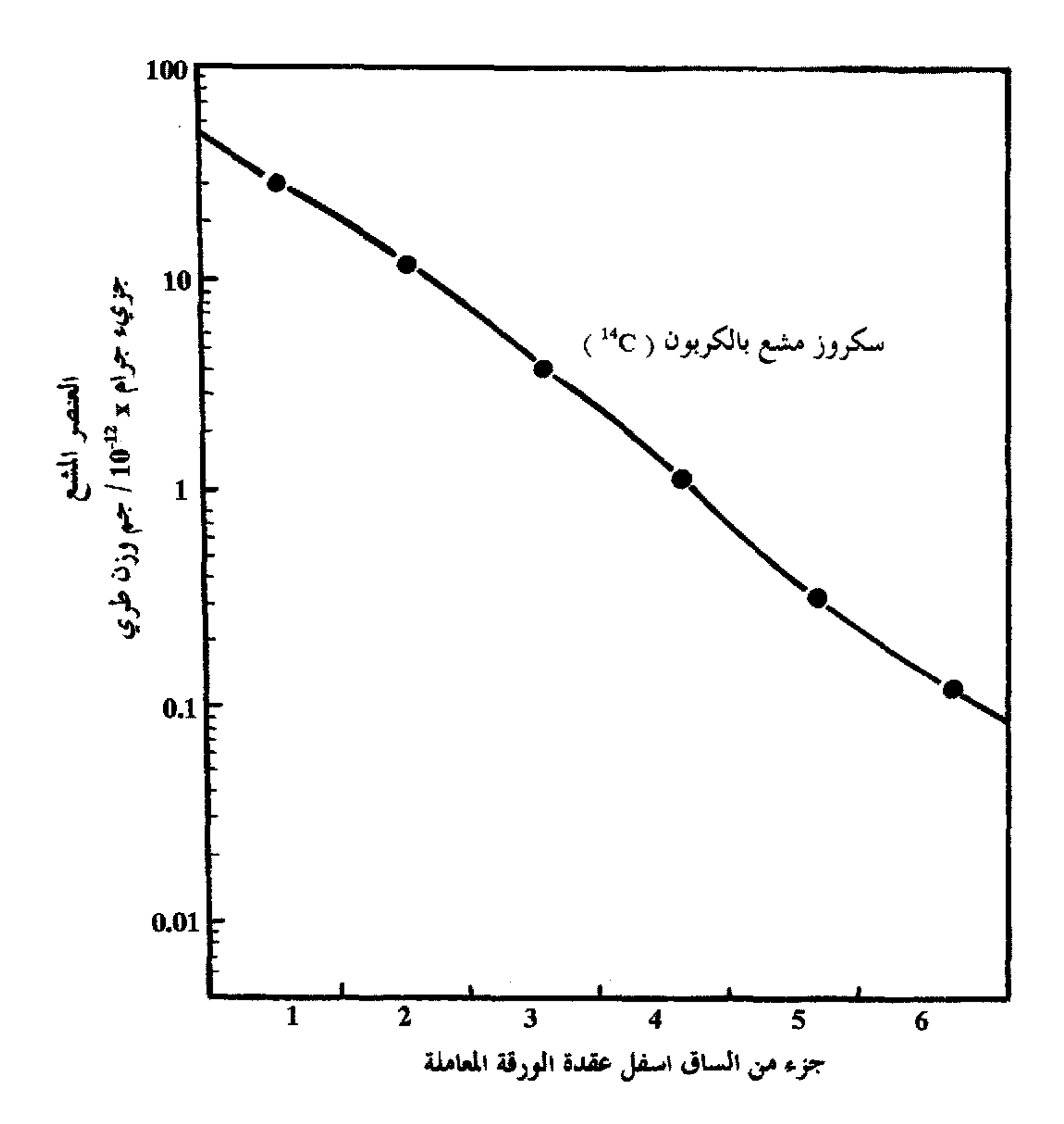
شكل (٥-٧)

النظرية الكهروأزموزية

(أ) توزيع الدقائق المتأينة داخل وحول فتحة صغيرة في الغشاء المشحون بشحنات سالبة

(ب) تسليط جهد كهربائي لغشاء مشحون بشحنات سالبة ومغمور في محلول KCl

(تلاحظ حركة البوتاسيوم وليس الكلوريد خلال الفتحة والذي يسبب ظاهرة الكهروأزموزية)



شكل (٥-٨)

حركة المواد المشعة (سكروز مشع بـ ^{14}C) خلال ساق الفاصوليا بعد ١٥ دقيقة من المعاملة بالمواد المشعة للورقة

(Bidwell, 1979)

آليات النقل بعيد المدى

وتشمل أساساً فرضية الانسياب الضغطي Pressure-Flow hyprothesis. وتُعد من النظريات لنقل الذائبات نقلاً غير نشطاً (سلبياً) والمقبولة على نطاق واسع كآلية محتملة. أُقترحت لأول مرة في عام ١٩٣٠ من قبل مونخ Ernst Münch والتي تنص على أن تدفق المحلول في العناصر الغربالية يكون موجهاً بواسطة تدرج للضغط المتولد

أزموزياً بين المصدر Source والمصرِّف Sink. وينشأ تدرج الضغط كنتيجة لتحميل اللحاء في المصدر وتفريغ اللحاء عند المصرِّف. وهذا يعني أن طاقة تحميل اللحاء من شأنها أن تولد جهد أزموزي منخفض في العناصر الغربالية لنسيج المصدر والتي تؤدي بالنتيجة إلى هبوط حاد في قيمة الجهد المائي. واستجابة للتدرج في الجهد المائي فإن الماء يدخل عناصر اللحاء ليزيد من جهد الضغط. وعند نهاية العنصر اللحائي لمسار النقل فإن تفريغ اللحاء يقود إلى تقليل الجهد الأزموزي عند نسيج المصرِّف. وبزيادة قيمة الجهد المائي (أقل سالبية) في عناصر اللحاء مقارنة مع عناصر الخشب فإن الماء ينتقل من اللحاء استجابة للتدرج في الجهد المائي مؤدياً إلى نقص في جهد الضغط لعناصر الأنبوب الغربالي في المصرِّف (شكل ٥-٩).

إن نظرية مونخ Münch يمكن توضيحها من خلال التجربة الآتية:

إناءان كل منهما ذو غشاء شبه منفذ (أ و ب) يُربطان بأنبوب (ج) يحوي ماء مع النظام المغلق (شكل ٥-١٠). يحوي الإناء (أ) على محلول سكر مركز، بينما يحوي الإناء (ب) ماء مقطر فقط. يُغمر الإناءان في وعاء مملوء بالماء(د) . وحيث أن الإناء (أ) يحوي تركيز عالي من السكر فإنه يمتص الماء بسرعة وبكميات كبيرة وهذا من شأنه أن يؤدي إلى جهد ضغط عالٍ. وبالتالي فإن المحلول يتدفق بشكل كتلي من (أ) إلى (ب) عن طريق الأنبوب (ج) تحت تأثير التدرج في جهد الضغط. ويستمر التدفق حتى يتم الاتزان في النظامين وهذا يؤدي إلى توقف العملية. ولكن لو تصورنا بأننا يمكن أن نزود (أ) باستمرار بمحلول سكر وأن نُزيل السكر من (ب) فإن العملية يمكن أن تستمر حيث ينتشر الماء من الحوض إلى (أ) وينتشر الماء والسكر إلى (ب) عبر (ج) وهكذا. إن هذه الآلية يمكن أن تحدث في النبات حيث يمثل (أ) خلايا النسيج المتوسط في الورقة و (ب) يمثل الجذر والأنبوب (ج) يمثل اللحاء و(د) يمثل وعاء الخشب (شكل ٥-١١).

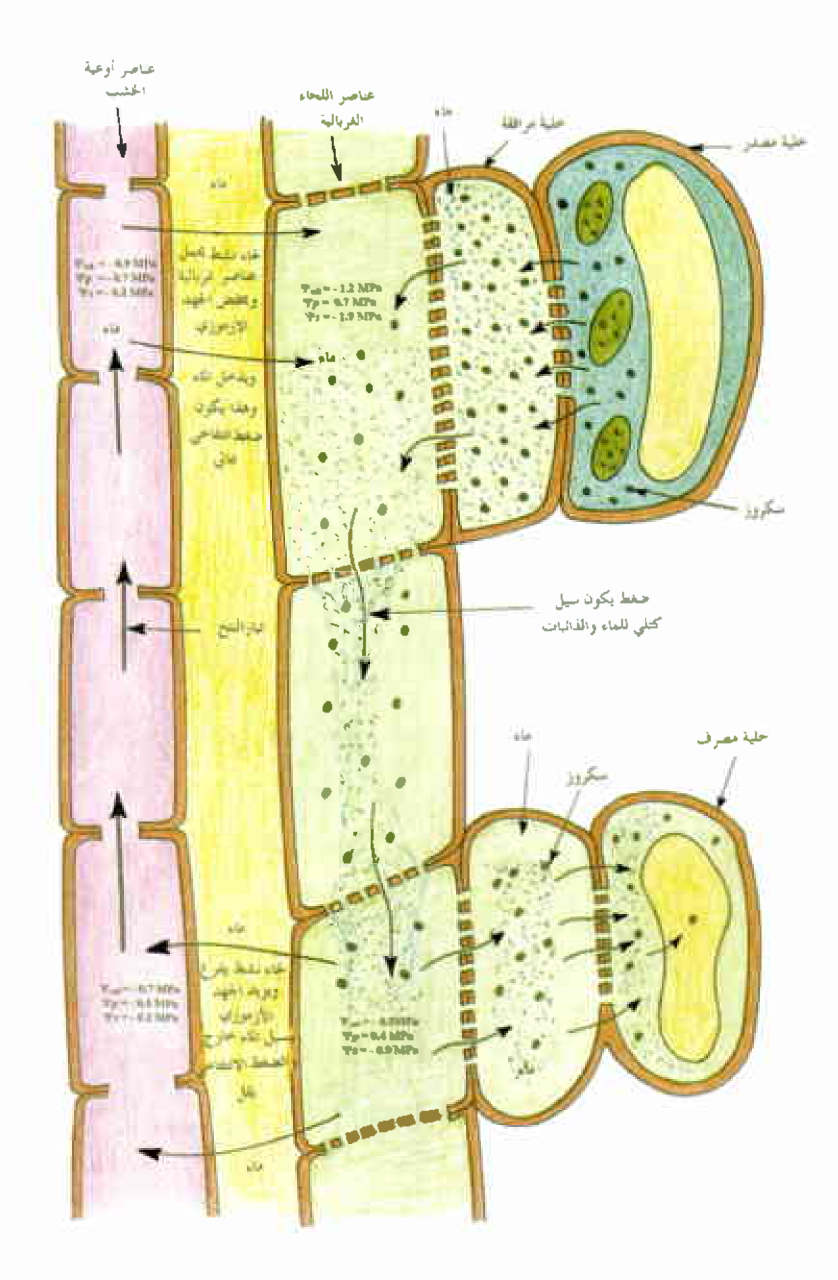
وهناك الكثير من الدعم والتأييد لهذه النظرية أهمها:

أ - ثقوب الصفائح الغربالية عبارة عن قنوات مفتوحة وتصل بين عناصر اللحاء الغربالي.

ب - النقل المزدوج غير موجود ضمن العنصر اللحائي الواحد، لكن لوحظ النقل المزدوج في حزم مختلفة أو حتى في عناصر غربالية مختلفة لنفس الحزمة.

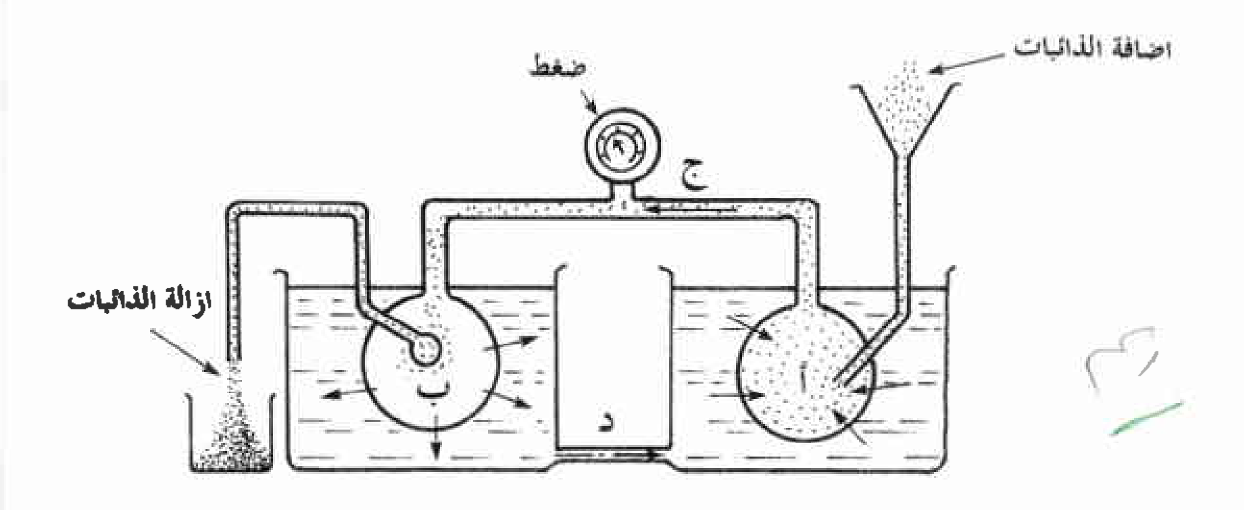
ج - معدل النقل في اللحاء لايتأثر بالطاقة حيث لم تتأثر عمليات النقل بظروف انخفاض درجة الحرارة على الأقل في النباتات التي يمكنها العيش في ظروف انخفاض درجات الحرارة، ولكن في النباتات الحساسة للبرودة فإن انخفاض درجة الحرارة من شأنه أن يثبط عملية النقل اللحائي، كذلك فإن الظروف اللاهوائية لاتثبط النقل اللحائي في بعض النباتات، لكن استعمال المثبطات الحيوية مثل

مركبات السيانيد يمكن أن تثبط تلك العملية في نباتات أخري. ولم تقدم النتائج الأخيرة الدليل القاطع على ضرورة الطاقة في تلك العملية حيث أن الدراسات قد أشارت إلى أن الطاقة مهمة لغرض الحفاظ على تركيب عناصر اللحاء وسلامة الأغشية البلازمية فحسب.



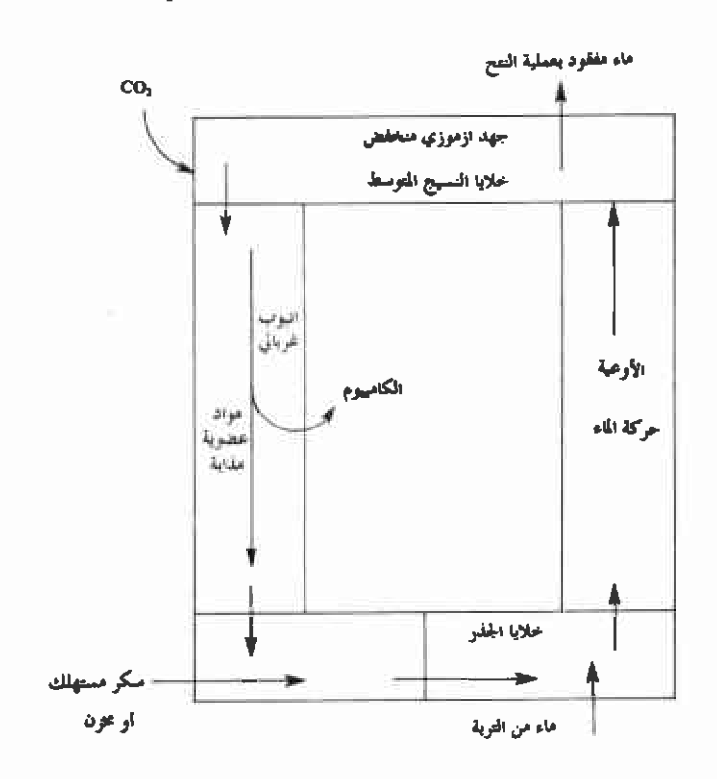
شكل (٥-٩)

شكل تخطيطي يوضح نموذج الانسياب الضغطي في عناصر اللحاء.
(Taiz and Zeiger, 1998)



شكل (٥-١٠)

نظام فيزيائي يبين نظرية الانسياب الضغطي



شكل (٥-١١)

شكل تخطيطي يمثل حركة السكر والماء في عناصر اللحاء وحركة الماء في عناصر الخشب

د - دلت الدراسات على وجود تدرج في جهد الضغط (ضغط الامتلاء) بين خلايا المصدر وخلايا المصرِّف. وقد قدرت بعض الدراسات الفرق في جهد الضغط بحوالي ٤١ر٠ ميجا باسكال وهو كافٍ لتحريك العصارة اللحائية بين المصدر والمصرِّف.

هـ - وجد هناك تجمع من تركيزات عالية من الذائبات في النهاية المقطوعة من نسيج اللحاء فضلاً عن تدرج من تركيز موجب في اللحاء.

لكن واجهت هذه النظرية الكثير من الاعتراضات:

١- إذا كانت هذه النظرية صحيحة فهناك تدفق وحيد الاتجاه. لكن الحقيقة بأن هناك تدفق مزدوج الاتجاه وهذا شائع. وأن التدفق المزدوج لايمكن أن يُفسَّر وفق هذه النظرية. إن هذا الاعتراض أدى إلى أن يقدم Crafts (١٩٥١) اقتراحاً ينص على أن هناك نوعان من المصرِّفات Sinks واحد في القمة والآخر باتجاه الجذور وكلاهما يعمل في ذات الوقت في أنابيب غربالية منفصلة تحت ضغط التدفق الكتلي.

٢- بالرغم من أن هذه النظرية تؤكد أن النقل يكون وفق الآلية غير النشطة (السلبية) أي بعملية فيزيائية، غير أن نتائج البحوث باستعمال درجات الحرارة المنخفضة أو المثبطات الأيضية أكدت تثبيط عملية النقل تحت تلك الظروف مما يدل على أنها عملية نشطة.

٣- أظهر Swanson (١٩٥٩) إمكانية انتشار السكر ضد تدرج الجهد الأزموزي في خلايا النسيج المتوسط والأنابيب الغربالية. وقد افترض هذا الباحث أن ATP يعجل معدل عملية النقل من خلايا النسيج المتوسط إلى خلايا اللحاء.

٤- هناك من يعتقد بأن فتحات الصفائح الغربالية تبقى مسدودة بالبروتوبلازم الكثيف الذي يعمل كحاجز للتدفق الكتلي.

٥- لابد من وجود ضغط انتفاخي كبير للسيطرة على مقاومة الجدر العرضية والخيوط البلازمية وهذا غير موجود.

٦- لاتوجد أدلة واضحة بأن هناك مضخة في النباتات. وقد أُفترض بأن هذا النظام غير موجود في خلايا النسيج المتوسط بشكل تدرج في جهد الضغط بين الأنبوب

الغربالي وخلايا النسيج المتوسط. وقد ذكر بعض الباحثين أن تركيز السكروز في الأنبوب الغربالي هو ٢٣ مرة أعلى مما في خلايا النسيج المتوسط للورقة. وهذا من شأنه أن يُضعف نظرية مونخ Münch كآلية لتفسير عملية النقل اللحائي.

وقد حورت نظرية الانسياب الضغطي باتجاهات أخذت بنظر الاعتبار التدرج في الضغط الهيدروستاتيكي والجهد الأزموزي في الأنابيب الغربالية الذي قد يكون موضعياً بمعنى أنه محصور في العنصر اللحائي الواحد بدلاً من أن يكون شاملاً. كما اقترح العلماء أن الذائبات المختلفة لابد وأن تتحرك بذات السرعة كمحلول بتأثير العوامل الفيزيائية. ووجد بعض العلماء أيضاً أن الأكسجين ضروري للإبقاء على سايتوبلازم نشط لإتاحة عملية النقل. وبالرغم من أن عملية الانسياب الضغطي في افتراضاتها عبارة عن عملية فيزيائية لكن الطاقة ضرورية للمحافظة على وظيفة العناصر الغربالية كما سبق ذكره. ومع ذلك فليس لهذه النظرية بديل في الوقت الحاضر لتفسير آلية النقل بعيد المدى.

الفصل السادس

التغذية المعدنية
Mineral Nutrition

تعرف التغذية Nutrition بأنها تجهيز وامتصاص المركبات الكيمياوية التي يحتاجها الكائن الحي لنموه وفعالياته الحيوية. بيد أن العناصر الغذائية الضرورية التي يحتاجها النبات الأخضر مقتصرة على العناصر اللاعضوية Inorganic elements. فالماء وثاني أكسيد الكربون والأيونات المعدنية يمكن أن تتحول بواسطة النباتات الخضر إلى مركبات عضوية معقدة. ويطلق على عمليات التحول تلك سواءً كانت إلى مواد خلوية، أو أن تُستغل تلك المركبات في تجهيز الطاقة بالعمليات الأيضية Metabolic processes. ولقد وجد أنه يمكن اعتبار ١٧ عنصراً عناصر ضرورية، حيث تتحول بعض هذه العناصر في النباتات بوجود الضوء إلى كافة المركبات المصنعة كما أن البعض الآخر له دور في النشاط الإنزيمي. وعليه هناك معايير أساسية لضرورة العناصر في النبات وتبعاً لهذه المعايير يكون عنصر ما إما ضروري وإما غير ضروري.

معايير الضرورة Criteria of Essentiallity

١- العنصر ضروري عندما لايستطيع النبات إكمال دورة حياته في الغياب التام لذلك العنصر.

٢- العنصر ضروري إذا كوّن جزءاً من مركب أو أي من مكونات الخلية الأخرى الضرورية لحياة النبات أو أنه يؤثر مباشرة في أيض النبات كأن يؤثر في فعالية الإنزيمات ... إلخ.

٣- العنصر ضروري إذا كانت هناك حاجة لدورة حياة طبيعية للنبات والذي لايمكن استبداله بأي عنصر آخر.

وبالاعتماد على تلك المعايير فإن العناصر الآتية تعد عناصر ضرورية لتغذية النباتات وهي:

كربون (C)، هيدروجين (H)، أكسجين (O)، نيتروجين (N)، فسفور (P)، كبريت (S)،

بوتاسيوم (K)، كالسيوم (Ca)، مغنيسيوم (Mg)، ويطلق عليها اسم العناصر الكبرى (الأساسية) Major elements (توجد بتركيزات عالية). وهناك عناصر أخرى: حديد (Fe)، منغنيز (Mn)، نحاس (Cu)، زنك (Zn)، موليبدينوم (Mo)، بورون (B)، كلور (Cl) والنيكل (Ni) ويطلق عليها اسم العناصر الصغرى (الثانوية) Minor elements (توجد بتركيزات منخفضة). وهناك عناصر أخرى قد تكون ضرورية لبعض النباتات مثل الصوديوم (Na) والسيليكون (Si)، والكوبالت (Co) وغيرها.

إن تقسيم العناصر الضرورية إلى عناصر كبرى وصغرى قد لايكون كافياً حيث أنه في حالات عديدة يكون الفرق في تركيزاتها ليس كبيراً بمعنى قد يكون أحد العناصر الصغرى بتركيز أعلى مما هو لأحد العناصر الكبرى. وعلى هذا الأساس فقد قسمت العناصر الغذائية حسب نشاطها الفسيولوجي والكيموحيوي إلى أربع مجاميع:

أ - المجموعة الأولى: وتضم S, N, O, H, C. وتعد عناصر هذه المجموعة مكونات أساسية للمادة العضوية وتدخل في العمليات الإنزيمية وعمليات الأيض بالأكسدة والاختزال.

ب - المجموعة الثانية: وتضم Si, B, P. وتعد عناصر هذه المجموعة عناصر مهمة في عمليات الأسترة Esterification مع مجاميع كحولية في النبات وتساهم في نقل الطاقة للعمليات الحيوية للنبات.

ج - المجموعة الثالثة: وتضم Cl, Mg, Ca, Na, K, Mn . وتعد عناصر هذه المجموعة ضرورية للحفاظ على التوازن المائي فضلاً عن عمليات متخصصة مثل التنشيط الإنزيمي. وكذلك تساهم في عمليات أخرى مثل موازنة الأيونات السالبة القابلة للانتشار مع تلك غير القابلة للانتشار.

د - المجموعة الرابعة: وتضم Ni, Mo, Zn, Cu, Fe. توجد عناصر هذه المجموعة في أشكال مخلبية Chelating forms والتي تساهم في المجاميع الإضافية للإنزيمات Prosthetic groups. كما تساعد في عمليات النقل الالكتروني.

هذا التقسيم قد لايكون دقيقاً نظراً لوقوع العناصر الغذائية في أكثر من مجموعة.

التربة Soil

تعد التربة مصدراً لمعظم العناصر الغذائية للنبات، وهي متغيرة الخواص والعناصر. والتربة متكونة أساساً من ثلاثة أقسام رئيسية: (١) الطور الصلب،

(٢) الطور السائل و (٣) الطور الغازي. وهذه الأطوار توفر لجذور النباتات العناصر الغذائية. فالطور الصلب مخزن رئيسي للعناصر الغذائية والجزيئات العضوية وغير العضوية. فعناصر Ni, Na, Co, Zn, Mn, Fe, Mg, Ca, K تكون مركبات لاعضوية، بينما S, P, N تكون مركبات عضوية.

والطور السائل يقتصر على الماء ومايذوب فيه من غازات مثل الأكسجين وثاني أكسيد الكربون والمركبات الذائبة (عضوية ولاعضوية).

أما الطور الغازي للتربة فيوفر الأكسجين لجذور النباتات والكائنات الحية في التربة (بكتريا وفطريات وحيوانات أولية وحيوانات أخرى تعيش في التربة) وتنتشر فيه الغازات الأخرى.

ومن الجدير بالذكر بأن دراسة التغذية المعدنية للنبات بالاعتماد على التربة ينطوي على صعوبات كبيرة وهذه تخص عوامل عدة منها نسجة (قوام) التربة Soil texture وسعة التبادل الكاتيوني Cation Exchange Capacity وتركيب التربة وماء التربة وهوائها ورقمها الهيدروجيني وملوحتها. كما أن هناك مجموعة من العوامل التي تؤثر في جاهزية (تيسر) العناصر Element availability منها اعتراض الجذور للعناصر الغذائية والاتصال المباشر بين سطوح الجذور للعناصر الغذائية والاتصال المباشر بين سطوح الجذور وغروانيات التربة وانتشار العناصر وجريانها وتركيز العناصر الغذائية في محلول التربة وتركيز العناصر التي يجب أن تبقى في مستوى ملائم للنمو إضافة إلى قدرة الجذور على النمو.

لذلك فإن دراسة التغذية المعدنية للنبات تتم في أوساط اصطناعية محددة للوصول إلى استنتاجات واضحة بخصوص دراسة العوامل المختلفة المؤثرة على نمو النبات مثل دراسة تأثير نقص العناصر وزيادتها والملوحة والإجهاد المائي وغيرها من العوامل البيئية.

طرق دراسة التغذية المعدنية

Methods of Studying Mineral Nutrition

هناك طريقتان رئيسيتان لدراسة التغذية المعدنية في النبات:

أ - المزارع المائية Water Cultures

وهي محاليل مائية للعناصر الكبرى والصغرى تنمى فيها النباتات. وهناك عدة أنواع من تلك الأوساط ستذكر لاحقاً والتي تحوي على تركيزات بمستويات معينة بحيث

يكون الجهد الأزموزي لها بحدود ٥.ر. ميجا باسكال وهذا يعادل ١,٥ - ٢,٥ مل سيمنز/سم $mS.cm^{-1}$.

الجهد الأزموزي (بار)* = ٣٦ر. X التوصيل الكهربائي (مل سيمنز/ سم)

وباستعمال المزارع المائية لابد من مراعاة مايلي:

١- يجب أن تكون الأملاح المستخدمة لتحضير المحلول المغذي نقية.

٢- يجب استعمال الماء المقطر.

٣- تحفظ المحاليل الملحية Stock solution في زجاج بايركس Pyrex أو زجاج متعدد الإثيلين الطبيعي Natural polyethylene خالية من العناصر.

٤- لابد من تهوية المزارع المائية لتوفير الأكسجين لتنفس الجذور.

٥- لابد من اتخاذ إجراءات خاصة لمنع نمو الطحالب بصورة خاصة مثل إحاطة الأواني الحاوية على المحاليل المغذية بمواد مانعة لاختراق الضوء.

٦- السيطرة على كمية المحلول المغذي عندما ينقص بمرور الوقت.

٧- السيطرة على تركيز أيون الهيدروجين pH إما بتبديل المحلول أو بإضافة حامض. فقد يتغير الرقم الهيدروجيني مع الوقت وبالتالي لابد من تغيير المحلول على فترات منتظمة.

وهناك عدة طرق لتنمية النباتات حيث تُزرع البذور في قش أو فلين أو رمل وبعد عمر معين تُنقل البادرات إلى المزارع المائية المعدة وتثبت البادرات بحيث تبقى الجذور مغمورة في المحلول المغذي (الشكل ٦-١).

إيجابيات المزرعة المائية

أ - يمكن السيطرة على كمية ونوعية العناصر.

ب - يمكن دراسة نمو الجذور.

ج - يمكن مراقبة نمو الجذور.

د - يمكن دراسة العناصر الصغرى بعد اتخاذ بعض الاحتياطات.

سلبيات المزرعة المائية

أ - ضرورة وجود دعامة للنباتات.

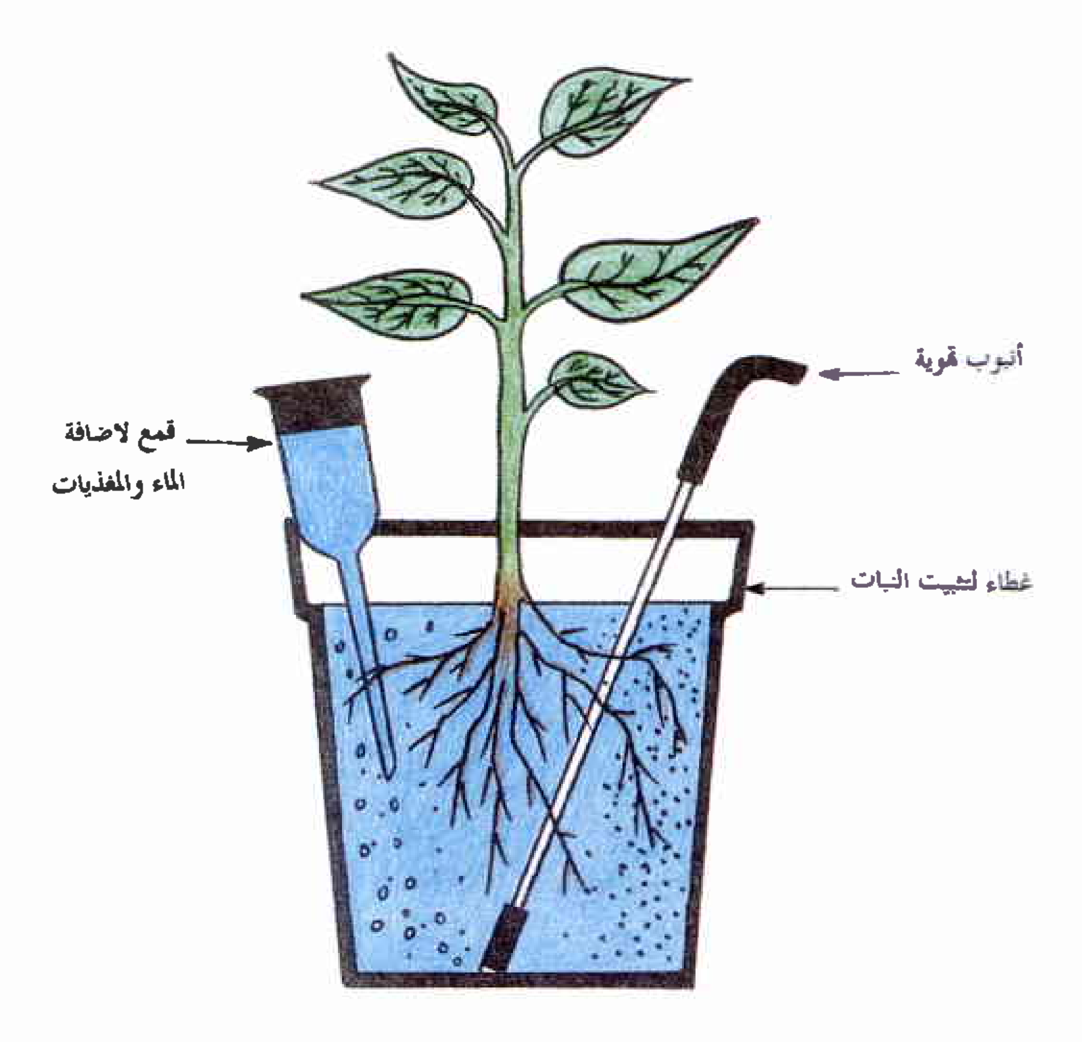
ب - تحتاج النباتات إلى تهوية مستمرة.

ج - يجب أن يكون المحلول المغذي في ظلام كامل لكيلا تنمو الطحالب.

د - يجب تبديل المحلول المغذي وهي عملية ليست بالسهلة.

---

* **بار** = ١,. ميجا باسكال



شكل (٦-١)

شكل يوضح المزرعة المائية

ب - المزارع الرملية Sand Cultures

وهي أوساط رملية حاوية على العناصر الضرورية لنمو النبات. وفي هذا النوع من المزارع يزرع النبات في رمل Sand نظيف مغسول عدة مرات بالماء المقطر وحامض الهيدروكلوريك أو حامض الكبريتيك ثم يُغسل بالماء المقطر عدة مرات ويجفف قبل استعماله. يمكن استعمال رمل البناء Sand أو كوارتز Quartz أو يمكن في حالات أخرى استخدام البيرلايت Perlite أو أية مادة خاملة. تضاف العناصر الغذائية بنسب معينة إلى الرمل وهي ذات المحاليل المستخدمة في المزارع المائية.

ولإنجاح المزارع الرملية يجب مراعاة مايلي:

١- الأوعية الزراعية مصنوعة من الزجاج و الخشب أو اللدائن. وأن تكون هذه الأوعية مزودة بفتحة من الأسفل لتصريف المحلول المغذي الزائد.
٢- لابد وأن تكون نسبة الرطوبة في الرمل تعادل السعة الحقلية Field capacity تقريباً.
٣- تزرع البذور مباشرة في المزرعة الرملية.
٤- لابد من إضافة محلول مغذي بين فترة وأخرى أثناء نمو النبات.

إيجابيات المزرعة الرملية

أ - سهولة زراعة البذور مباشرة.
ب - التهوية في المزرعة الرملية جيدة.
ج - الظلام في محيط البذور كافٍ للنمو.
د - كلفتها قليلة.
هـ - يمكن دراسة تجارب نقص العناصر والإجهاد المائي والملحي بصورة ناجحة.
و - لايحتاج النبات إلى دعامة.

سلبيات المزرعة الرملية

أ - صعوبة الحصول على رمل نقي خالٍ من العناصر الغذائية.
ب - صعوبة دراسة نمو الجذور ومتابعة نموها.
ج - لاتصلح لدراسة العناصر الصغرى.

تستعمل تقنيات المزارع المائية والرملية على نطاق واسع في الوقت الحاضر لإنتاج الفواكه والخضر لما توفره من عناصر كبرى وصغرى بتركيزات مثالية للنباتات.

أنواع المحاليل المغذية Types of Nutrient Solutions

تحوي المحاليل المغذية على العناصر المعدنية وتُضاف بشكل أملاح. وقد قام العلماء والباحثون بتحضير المحاليل المغذية للنبات منذ زمن طويل. وكانت البدايات الأولى في النصف الثاني من القرن التاسع عشر الميلادي وفيما يلي الأملاح المستعملة وتركيزها للأنواع المهمة من المحاليل المغذية:

أ - محلول ساك: Sach's solution ١٨٦٠

الملح	التركيز
KNO_3	1.0 gl^{-1}
$MgSO_4.7H_2O$	0.5 "
$CaSO_4$	0.5 "
NaCl	0.25 "
$FeSO_4$	كمية ضئيلة

ب - محلول نوب: Knop's solution ١٨٦٥

الملح	التركيز
$Ca(NO_3)_2 . 4 H_2O$	3 mM
KNO_3	2 "
KH_2PO_4	1.5 "
$MgSO_4 . 7H_2O$	0.8 "
$FeSO_4$	كمية ضئيلة

ج - محلول إيفان: Evan's solution ١٩١٥

الملح	التركيز
$Ca(NO_3)_2 . 4H_2O$	5 mM
K_2SO_4	2.5 "
KH_2PO_4	0.5 "
$MgSO_4 . 7H_2O$	2 "
Fe - Versenate	0.5 (ppm) Fe
KCl	9.0 " Cl
$MnSO_4$	0.25 " Mn
H_3BO_3	0.25 " B
$ZnSO_4$	0.25 " Zn
$CuSO_4$	0.02 " Cu
$Na_2 MoO_4$	0.02 " Mo

د – محلول هوجلاند: Hoagland's solution ١٩٢٠.

الملح	التركيز
$Ca(NO_3)_2$	3 mM
KNO_3	10 "
$MgSO_4 . 7H_2O$	2 "
KH_2PO_4	2 "
H_3BO_3	0.029 ppm
$MnCl_2 . 4H_2O$	0.018 "
$ZnSO_4 . 7H_2O$	0.0022 "
$CuSO_4 . 5H_2O$	0.008 "
$H_2MoO_4 . H_2O$	0.002 "

ويضاف ٣ مرات أسبوعياً ٦ر. سم٣/لتر من خليط ٥ر٠٪ كبريتات الحديدوز و ٤ر٠٪ حمض التارتاريك Tartaric acid.

هـ – محلول لونج أشتون: Long Ashton Solution ١٩٦٦

الملح	التركيز
$Ca(NO_3)_2$	5.0 mM
KNO_3	5.0 "
$NaH_2PO_4 . 2H_2O$	1.33 "
$MgSO_4 . 7H_2O$	3.00 "
Ferric citrate	0.1 "
$MnSO_4$	0.01 "
$CuSO_4 . 5H_2O$	0.001 "
$ZnSO_4 . 7H_2O$	0.001 "
H_3BO_3	0.033 "
$(NH_4)_6 Mo_7O_{24} . 4H_2O$	0.0002 "
$CoSO_4 . 7H_2O$	0.0001 "
NaCl	0.1 "

آليات نقل الذائبات عبر الأغشية البلازمية

Mechanisms of Solute Transport Across Plasma Membranes

قبل مناقشة آليات نقل الذائبات لابد من مناقشة التركيب الدقيق للأغشية البلازمية ونفاذية تلك الأغشية فضلاً عن الأسس والمبادىء الخاصة بامتصاص الذائبات من قبل النبات.

التركيب الدقيق للأغشية البلازمية The Ultrastructure of Plasma Membranes

تتألف الأغشية البلازمية من دهون Lipids وبروتينات Proteins، حيث تشكل الدهون طبقتين تمثلان حاجزاً لنفاذية معظم المواد الذائبة في الماء. ومعظم دهون الأغشية البلازمية تكون بشكل دهون فوسفاتية Phospholipids ذات مجموعة فوسفات في إحدى النهايات حيث تكون محبة للماء Hydrophilic وتتجه للخارج بينما النهايات الأخرى تتجه للداخل وهي كارهة للماء Hydrophobic. ومن جانب آخر فإن لبروتينات الأغشية مناطق كارهة للماء متجهة للداخل بينما المناطق المحبة للماء تتجه للخارج حيث أنها ترتبط مع سلسلة كربوهيدراتية وتُدعى بالبروتينات السكرية Glycoproteins.

مكونات الأغشية البلازمية ووظائفها

Compositions and Functions of Plasma Membranes

تتكون الأغشية البلازمية من المكونات الآتية:

أ - الدهون: Lipids

١- الدهون الفوسفاتية الرئيسية: وتكون هذه الدهون بأشكال متعددة أهمها:

- فوسفا تيدايل كولين Phosphatidylcholine
- فوسفا تيدايل ايثانول أمين Phosphatidylethanolamine
- فوسفا تيدايل سيرين Phosphatidylserine

وهذه تشكل الطبقة المزدوجة للغشاء البلازمي والتي تكون بمثابة حاجز لانتشار الذائبات القطبية Polar solutes.

٢- الدهون الفوسفاتية الثانوية: توجد هذه المركبات في الأغشية الداخلية للمايتوكوندريا والتي تؤدي دوراً في تنشيط السايتوكرومات.

٣- الدهون السكرية Glycolipids: توجد هذه المركبات في أغشية الثايلاكويد

للبلاستيدات الخضر بشكل خاص والتي تكون بمثابة حاجز لانتشار المواد.

٤- الكوليسترول Cholesterol: تؤدي هذه المركبات دوراً في نفاذية الأغشية.

وستكون هناك مناقشة حول الدهون وبناءها الحيوي في الفصل الثالث عشر.

ب - البروتينات Proteins: يمكن تقسيمها حسب الوظيفة إلى:

١- البروتينات التركيبية Structural proteins: تؤدي هذه البروتينات دوراً مهماً في تشكيل هيكل السايتوبلازم مثل الأكتين Actine والخيوط الوسطية Intermediate filaments فضلاً عن الأنيبيبات الدقيقة Microtubules.

٢- البروتينات الناقلة Transport proteins: وهذه تكون بثلاثة أنماط:

(أ) مركبات بروتينية حاملة Carrier proteins: تقوم بتسهيل نقل المغذيات والعناصر الغذائية.

(ب) القنوات Channels: وهي فتحات وبوابات عبر طبقة الدهون المزدوجة. هناك على سبيل المثال قنوات لمختلف العناصر.

(ج) إنزيمات النقل النشط Enzymes for active transport: تستعمل هذه الإنزيمات الطاقة والتي غالباً ماتكون من مركب أدينوسين ثلاثي الفوسفات ATP لتوجيه عملية النقل الأيوني والمواد الأيضية عبر الأغشية، كما يتكون تدرج من أيونات الهيدروجين والصوديوم والبوتاسيوم والكالسيوم بهذه العملية.

٣- تقوم بروتينات مراكز تفاعلات الضوء بالتداخل مع صبغات الكلوروفيل لغرض اصطياد الطاقة الضوئية خلال عملية البناء الضوئي.

٤- تقوم السايتوكرومات Cytochromes وإنزيمات نزع الهيدروجين Dehydrogenases وبروتينات أخرى مثل بروتينات الحديد - الكبريت بدور رئيسي في النقل الالكتروني Electron transport في المايتوكوندريا والبلاستيدات الخضر.

٥- المستقبلات Receptors الموجودة في الأغشية البلازمية يمكن أن تؤدي دوراً في التفاعل مع مختلف المؤثرات مثل الهرمونات والتي تتسبب في حث تفاعلات متسلسلة تنتهي بتحفيز بناء بروتينات نمو كما في الأكسينات.

نفاذية الأغشية البلازمية Permeability of Plasma Membranes

يقوم الغشاء البلازمي بتنظيم مرور المواد من وإلى الخلية والذي يوصف بأنه ذو نفاذية اختيارية Differentially permeable membrane أي أنه يسمح بمرور مواد معينة بسهولة مثل الماء ويمنع مرور مواد أخرى، ويعتمد ذلك على عدة عوامل داخلية وخارجية. وتقوم خلايا الكائنات الحية بالاحتفاظ بعدد كبير من المواد وبتركيزات عالية بالرغم من أنها تعيش في أوساط ذات تركيز منخفض من تلك المواد. وهذا يعني وجود حاجز ينظم

مرور المواد بطريقة دقيقة ومحكمة كما يتطلب ذلك وجود آلية نشطة لنقل المواد من منطقة ذات تركيز منخفض إلى منطقة تركيزها عالي وهذا يعني صرف طاقة حيوية توفرها عملية التنفس. ومن الجدير بالذكر بأن الأغشية البلازمية تعمل عادة على الإقلال من دخول المواد غير المرغوب فيها وتسهل مرور المواد التي تحتاجها الخلية. ومن الأمور المعروفة بأن الغشاء البلازمي نَفَّاذٌ للماء لدرجة كبيرة بما تفرضه العلاقات المائية للخلية من تدرج في الجهد المائي، غير أن مرور المواد الأخرى يعتمد على مجموعة من العوامل منها مايخص طبيعة المواد المارة وخصائصها ومنها مايخص طبيعة الأغشية الخلوية التي تمر المواد خلالها. وأن موضوع النفاذية يرتبط بمميزات الأغشية البلازمية حيث يمكن تعريف النفاذية بأنها الانتشار النوعي للمواد إلى الخلية وهي ميزة للأغشية الخلوية لا المواد المارة عبرها. ويعتمد معدل النفاذية على عاملين رئيسيين هما ذوبان المواد المنتشرة في الدهون فضلاً عن أوزانها الجزيئية وعليه يمكن القول بأن:

$$\text{معدل النفاذية} = \frac{\text{معامل الانتشار}}{\text{الوزن الجزيئي}}$$

$$\text{معامل الانتشار} = \frac{\text{ذوبان المادة في الدهون}}{\text{ذوبان المادة في الماء}}$$

ويؤدي التركيب الكيمياوي للذائبات العضوية وحجم تلك الذائبات فضلاً عن النشاط الحيوي للخلايا الدور الكبير في انتشار تلك المواد عبر الأغشية البلازمية. فالمواد التي تحوي مجموعات غير قطبية مثل مجاميع الميثايل Methyl groups ($-CH_3$) أو مجاميع الإيثايل Ethyl groups ($-CH_3CH_2$) أو البنزين C_6H_6 تنفذ بسرعة مقارنة مع المواد الحاوية على المجاميع القطبية مثل الهيدروكسيل ($-OH$) والدهايد ($-CHO$) وكاربونيل ($-CO$) وكاربوكسيل ($-COOH$) وأمين ($-NH_2$) وأمايد ($-CONH_2$) التي تمتاز بأنها قليلة الذوبان في المواد الدهنية وبالتالي تنخفض نفاذيتها خلال الأغشية. ومما هو معروف بأن المجاميع القطبية تعمل على تكوين روابط هيدروجينية مع الماء وبذلك تحاط تلك الدقائق بجزيئات الماء ونتيجة لذلك تقل سرعة نفاذيتها.

أما الذائبات غير العضوية فإنها تنفذ عبر الأغشية البلازمية بشكل أيونات. وبالرغم من صغر حجم تلك الأيونات فإنها تنفذ ببطء شديد إذا ماقورنت مع نفاذية الذائبات العضوية غير القطبية. ويعود سبب ذلك بأن وجود الشحنة في تلك الأيونات يعطل دخولها للخلية، كما أن المواد المتأينة مواد قطبية وقابلة للتميؤ ونتيجة لذلك تصبح قليلة الذوبان في الدهون وذات حجم كبير. وتختلف الأيونات بدرجة تميؤها

وذلك حسب عدد الالكترونات والمدارات. فعلى سبيل المثال فإن البوتاسيوم يجذب ماء أقل مقارنة مع الليثيوم حيث أن عدد المدارات الالكترونية أقل في الأول عنه في الثاني. ونتيجة لذلك فإن أيونات البوتاسيوم تدخل بسهولة أكبر من دخول أيونات الليثيوم. وأن وجود شحنة قوية يقلل من فرص دخول الأيون للخلية، بمعنى أن التكافؤ الأعلى للأيون يعني نفاذاً أقل. فعلى سبيل فإن أيونات K^+ , Na^+ الأحادية التكافؤ تدخل الخلية أسرع من Ca^{2+} , Mg^{2+} وهذه أسرع من Fe^{3+} وذات الشيء يحدث في حالة الأيونات السالبة.

إن تأثير الكثير من الأيونات على نفاذية الأغشية يعتمد على كيفية تأثير هذه الأيونات على تميؤ الجزء البروتيني للغشاء. ويأتي أيون الكالسيوم بالدرجة الأولى الذي يؤدي دوراً مهماً في تركيب الغشاء الخلوي وفعاليته حيث أنه يخفض امتصاص الماء، بينما أيونا الصوديوم والبوتاسيوم يزيدان من ذلك الامتصاص. إن وجود أيونات ثنائية التكافؤ مع الأيونات أحادية التكافؤ إنما يؤدي إلى هبوط نفاذية الأيونات الأحادية التكافؤ. فمثلاً عند وضع طحلب لاميناريا البحري *Laminaria* في محلول ذو ملح واحد (NaCl) بتركيز مساوٍ لتركيز ماء البحر فإن الطحلب لايلبث أن يموت غير أنه بوضع محلول $CaCl_2$ بتركيز قليل فإن هذا الطحلب يمكن أن يعيش. وتفسير ذلك أن محلول الملح الواحد (NaCl) يؤدي إلى إحداث اضطراب في نفاذية الأغشية بسبب تلفها وتحطيم الروابط فيها. وأن وجود ملح آخر ($CaCl_2$) من شأنه إحداث نوع من التوازن حيث تبقى الأغشية سليمة. وبالمقابل فإن وجود الطحلب في محلول كلوريد الكالسيوم فقط يؤدي إلى تقليل النفاذية لما لأيونات الكالسيوم من دور مهم في تقوية الروابط في الأغشية وهذا يؤدي إلى موت الطحلب. ونتيجة لما تقدم فإن وجود الطحالب والكائنات الحية الأخرى في مياه متوازنة إنما تحافظ على سلامة وتركيب الأغشية وهذه الظاهرة تسمى ظاهرة التضاد الأيوني Ion antagonism. وثمة ظاهرة أخرى يمكن ملاحظتها، فبعض الأملاح تنفذ بسرعة أكبر عند وجودها مع أملاح أخرى فمثلاً وجود أيونات الكالسيوم بتركيز قليل يؤدي إلى زيادة نفاذية البوتاسيوم، وأيونات الليثيوم تعاون نفاذية أيونات الروبيديوم. تسمى هذه الظاهرة بالتعاون Synergism.

وقد وضعت مجموعة من النظريات والفرضيات لتفسير نفاذية الأغشية البلازمية والتي كانت تأخذ التدرج في التركيز بنظر الاعتبار بشكل أساسي فضلاً عن الخصائص التي تمتاز بها المواد النافذة. وقد وضعت ملاحظات لتفنيد النظريات القديمة:

أ - التخصص في امتصاص الذائبات.

ب - التضاد الأيوني.

ج - الجزيئات الكبيرة الحجم أو الإنزيمات يمكن أن تنفذ عبر الغشاء البلازمي.
د - إحداث طفرات وراثية معينة يمكن أن تسبب تغييراً في خصائص الامتصاص للأغشية البلازمية.

إن هذه الملاحظات تؤكد أن ثمة آليات نشطة يمكن أن تؤدي الدور الرئيسي في نفاذ المواد عبر الأغشية خصوصاً إذا كان ذلك ضد التدرج في التركيز والذي يكون من خلال المركبات الحاملة Carrier compounds والتي ستناقش لاحقاً.

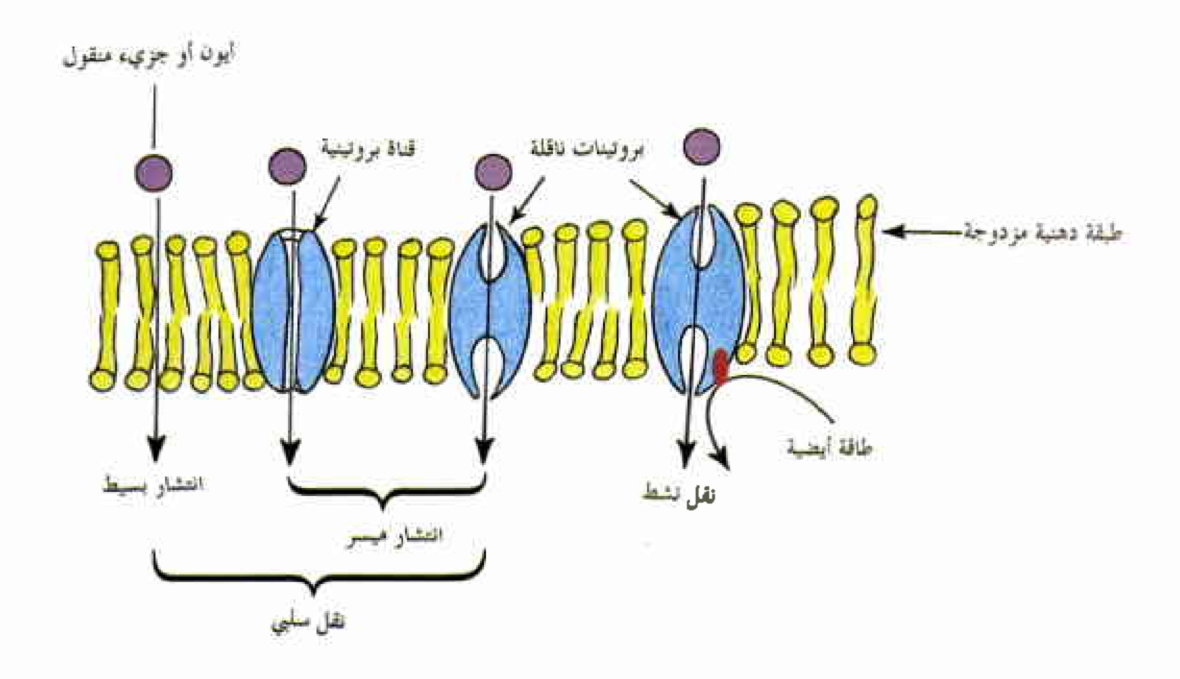
أسس ومبادىء امتصاص الذائبات من قبَل النبات

أ - تُمتص المواد غير المتأينة المحبة للماء Non-ionic hydrophilic تبعاً لحجومها حيث تدخل الدقائق الصغيرة بسهولة مقارنة مع الدقائق الكبيرة. ويكون ذلك من خلال الفتحات المحبة للماء في الغشاء البلازمي وتبعاً للتدرج في التركيز بين الخلية ومحيطها.
ب - تُمتص المواد غير المتأينة الكارهة للماء Non-ionic hydrophobic حسب ذائبيتها في الدهون، حيث تدخل الدقائق القابلة للذوبان في المواد الدهنية بسهولة تبعاً للتدرج في التركيز وخلال المكونات الدهنية للغشاء.
ج - لاتدخل المواد المتأينة بسهولة عندما تكون بشكل أيونات، بينما تدخل مواد أخرى بسهولة عندما لاتكون بشكل أيوني.
د - هناك الكثير من المواد التي تُستثنى إما جزئياً أو كلياً، بينما تتراكم مواد أخرى ضد التدرج في الجهد وهذا يعني أن هناك آلية اختيارية من قبل الأغشية الخلوية.
هـ - المواد غير المتأينة تميل إلى الانتشار خلال الأغشية البلازمية بمعدل يتناسب طردياً وذوبانها في الدهون أو في مذيبات الدهون وعكسياً مع وزنها الجزيئي.
و - الجدار الخلوي والمساحات البينية نفاذة للماء وكذلك للذائبات المختلفة.
ز - تمتاز الأيونات بنفاذيتها المنخفضة مما للدقائق غير المشحونة ذلك لأن الشحنة تجعل من الصعوبة بمكان اختراق تلك الدقائق عبر الأغشية ذات المجاميع الفعالة أو المشحونة التي قد تُبعدها أو تجذبها. تميل الأيونات إلى إحاطة نفسها بطبقة كثيفة من جزيئات الماء. وهذه الأغلفة المائية من شأنها أن تجعل الدقائق كبيرة إلى حد تؤثر على اختراقها خلال الفتحات في الأغشية. وإضافة إلى أن الأيونات بطبيعتها كارهة للدهون Lipophobic وبالتالي فإنها تمتلك معدلات منخفضة للانتشار.
ح - تتأثر حركة الأيونات بالجهد الكهربائي فضلاً عن الجهد الكيميائي.
ط - قد تُمتص الأيونات والذائبات الأخرى بصورة نشطة عبر الأغشية البلازمية.

وهناك آليتان رئيسيتان لتفسير نقل وامتصاص الأيونات المعدنية من قبل أنسجة النبات:

أ - النقل السلبي (غير النشط) Passive transport: والذي يشمل الانتشار البسيط Simple diffusion والانتشار الميسَّرْ Facilitated diffusion ولاتتضمن صرف طاقة.

ب - النقل النشط Active transport: عملية النقل النشط لابد وأن تتضمن صرف طاقة (الشكل ٦-٢).



شكل (٦-٢)

الآليات الرئيسية لامتصاص الأيونات والذائبات

النقل السلبي Passive Transport

يمكن للأيونات أن تنتشر أو تُمتص تبعاً للتدرج في الجهد الكهروكيميائي Electrochemical potential gradient، أي أن لهذا التدرج مكونين هما المكون الكيميائي والمكون الكهربائي. ويتضح التدرج في الجهد الكيميائي إذا كان تركيز أيون ماعلى جانب من الغشاء أكبر من تركيزه على الجانب الآخر. وينشأ التدرج في الجهد الكهربائي من وجود دقائق مشحونة أو أيونات، كما ينشأ من شحن جانب من الغشاء بشحنة معينة مقارنة مع الجانب الآخر. ويمكن أن يحصل هذا النوع من النقل وفق عدد من الآليات الفرعية.

١- الإنتشار البسيط Simple Diffusion

ويحدث هذا النوع من الانتشار عندما يكون تركيز المواد الذائبة في داخل الخلية أقل مما في خارج الخلية. وعليه فإن تلك المواد تنتشر إلى الداخل حتى تتساوى التركيزات بين داخل وخارج الخلية. وتكون حركة الذائبات في هذه الحالة تبعاً للتدرج في الجهد الكيميائي بمعنى أنه يكون من الجهد الكيميائي العالي إلى الجهد الكيميائي المنخفض وذلك من خلال الطبقة الدهنية المزدوجة للغشاء البلازمي (شكل ٦-٢). ويمكن التعبير عن هذا النوع من الامتصاص باستخدام قانون فيك Fick's law.

$$J = PA\,(C^{o} - C^{i})$$

J = التدفق أو كمية الذائب المار عبر وحدة المساحة في الغشاء في وحدة الزمن

A = مساحة المقطع لمسار الانتشار وفي حالة الخلية مساحة غشاء الخلية (سم^{٢})

P = معامل النفاذية ويقاس بوحدة السرعة (سم ثانية$^{-١}$) والتي بها يعبر الذائب الغشاء وهو خاص لعلاقة معينة بين الغشاء والذائب

فرق التركيز بين منطقتين = $C^o - C^i$
وهو التدرج في التركيز

وكما نوقش سابقاً فإن الغشاء البلازمي دهني في خصائصه ولذا فإن جزيئات المواد الذائبة غير القطبية تمر بسهولة خلاله. وثمة ذائبات قليلة ذات أهمية أحيائية غير قطبية مثل NH_3, CO_2, O_2 تعبر الغشاء البلازمي بالانتشار البسيط خلال الطبقة الدهنية المزدوجة. وبالرغم من أن الماء يمتاز بالقطبية العالية فإنه ينفذ عبر الأغشية البلازمية بسهولة وبسرعة وقد يكون ذلك بسبب أن جزيء الماء متعادل Neutral وله حجم جزيئي صغير جداً. وقد اكتشفت حديثاً فتحات مجهرية خاصة بالماء وهي مؤلفة من بروتينات أغشية تامة Integral membrane proteins، وتدعى هذه الفتحات أكوابورينات Aquaporins التي تؤدي دوراً في تنظيم مرور الماء. أما عبور الأيونات أو الذائبات المشحونة باعتبارها مواد قطبية يكاد يكون قليلاً جداً بهذه الوسيلة.

٢- الانتشار الميسّر Facilitated Diffusion

لقد استطاع الباحثون في الثلاثينيات من القرن العشرين الميلادي من تشخيص حالات فيها تدخل الأيونات بسرعة كبيرة وأسرع مما هو متوقع في حالة الانتشار البسيط حيث أن الغشاء البلازمي غير منفذ للذائبات المشحونة بشكل خاص. وقد توجت تلك الدراسات بتشخيص بروتينات قنوية Channel proteins وبروتينات حاملة Carrier proteins (شكل ٦-٢) والتي تقوم بوظيفة بروتينات ناقلة Transport proteins. إن بعض بروتينات النقل تيسر وتسهل انتشار الذائبات المتأينة متجاوزة لمشكلة ذوبان المواد المارة عبر الطبقة الدهنية المزدوجة للغشاء. ومن الجدير بالذكر بأن اتجاه عملية النقل لازالت محددة بتدرج التركيز في حالة الذائبات غير المشحونة وبالتدرج الكهروكيميائي Electrochemical gradient في حالة الأيونات. وتستمر عملية النقل حتى حصول حالة الاتزان. كما أنها ثنائية الاتجاه حسب ماتستدعيه تركيزات المواد خارج وداخل الخلية. ومن الجدير بالتنويه بأن بعض العلماء قد اعتبر آلية انتقال الأيونات بواسطة البروتينات القنويه بمثابة انتشار بسيط لأنه يخضع لذات الأسس المذكورة في تلك الآلية (Taiz and Zeiger,1998).

بروتينات النقل Transport Proteins

هناك مجموعتان رئيسيتان من بروتينات النقل هما:

أ- البروتينات الحاملة Carrier proteins: وتعرف أيضاً بالمركبات الحاملة Carriers أو الناقلة Transporters حيث ترتبط هذه المركبات مع الذائبات مثل ارتباط الإنزيم

بمادة التفاعل. إن هذا الارتباط بالذائب من شأنه أن يحدث تغير في شكل المركب الحامل لتسهيل إيصال ذلك الذائب إلى الجانب الآخر من الغشاء. وبعد إنجاز عملية النقل فإن البروتين الحامل يعود إلى الشكل الأصلي الخاص به لتسهيل التقاط ذائب آخر وهكذا.

ب - بروتينات قنوية Channel proteins: والتي تشكل قناة مشحونة ومملوءة بالماء والتي تمتد عبر الغشاء. ويمكن تشخيص تلك القنوات بواسطة نوعية الأيونات المنقولة والتي تعتمد بدورها على حجم الأيون المتميء Hydrated size. ولقد زاد عدد القنوات البروتينية المكتشفة في الأغشية البلازمية للنباتات. وفي الوقت الحاضر فهناك أدلة قوية على وجود قنوات للبوتاسيوم والكلوريد والكالسيوم هذا فضلاً عن قنوات لأيونات عضوية قد أُقترح وجودها. ومن الجدير بالملاحظة بأن البروتينات القنوية حاوية على بوابات لعملية فتحها وغلقها. وتنتشر الذائبات في حجوم وشحنات معينة خلال الأغشية البلازمية عندما تكون تلك البوابات مفتوحة. وهناك نوعان من تلك البوابات:

١- بوابات كهربائية تُفتح استجابة لجهد الغشاء عندما يكون ذو قيمة معينة.

٢- بوابات تفتح بوجود أيون معين مطلوب نقله عبر الغشاء والتي تحور لهذا الغرض بوجود الضوء أو الهرمونات أو مخفزات أخرى.

إن الأيونات المنقولة بهذه الآليات يمكن أن تعود ثانية لوسط النمو حسب ماتتطلبه حالة تركيز تلك الأيونات، غير أن المراجع السابقة قد ناقشت بعض الآليات التي تفسر نقل الأيونات بكميات كبيرة وضد التركيز وبدون صرف طاقة. وقد اقترحت بعض الآليات لهذا الغرض مثل التبادل الأيوني Ion exchange واتزان دونان Donnan equilibrium فضلاً عن التدفق الكتلي Mass flow. وبهذا الصدد فإنه قد يكون لبروتينات النقل دور فيها إلا أنها حينما أُقترحت لم يكن العلماء قد حددوا ملامح تلك البروتينات ودورها في نقل الذائبات.

التبادل الأيوني Ion Exchange

تمتز وتتجمع سطحياً بعض الأيونات على سطح الجدار الخلوي أو أغشية أنسجة النبات من الداخل. وهذه قد تتبادل مع أيونات من المحلول الخارجي الحاوي على ذلك النسيج. فمثلاً البوتاسيوم يتبادل مع البروتونات (أيونات الهيدروجين) والنترات تتبادل مع أيونات الهيدروكسيل. ويمكن لهذه الآلية أن تسهل امتصاصاً كبيراً للأيونات من الوسط الخارجي والذي لايمكن اعتباره ضمن الانتشار البسيط. ومن الجدير بالذكر بأن البايروفات Pyruvate تدخل عبر الغشاء الداخلي للمايتوكوندريا عن طريق التبادل

مع أيون الهيدروكسيل OH^- تحت وساطة ناقل بايروفات Pyruvate transporter. كما أن المالات تتبادل مع الاورثوفوسفات في ذات الغشاء تحت وساطة ناقل خاص بالاحماض ثنائية الكربوكسيل Dicarboxylate transporter. وبالمثل تراكم السكريات أو الكالسيوم في فجوات الخلايا الخازنة يكون بالتبادل مع البروتونات.

اتزان دونان Donnan Equilibrium

يفسر اتزان دونان تأثير الأيونات غير القابلة للانتشار، كما أنها تأخذ بنظر الاعتبار تراكم الأيونات ضد التدرج في التركيز. ويوضح الشكل (٦-٣) تلخيصاً مبسطاً لذلك كما يلي:

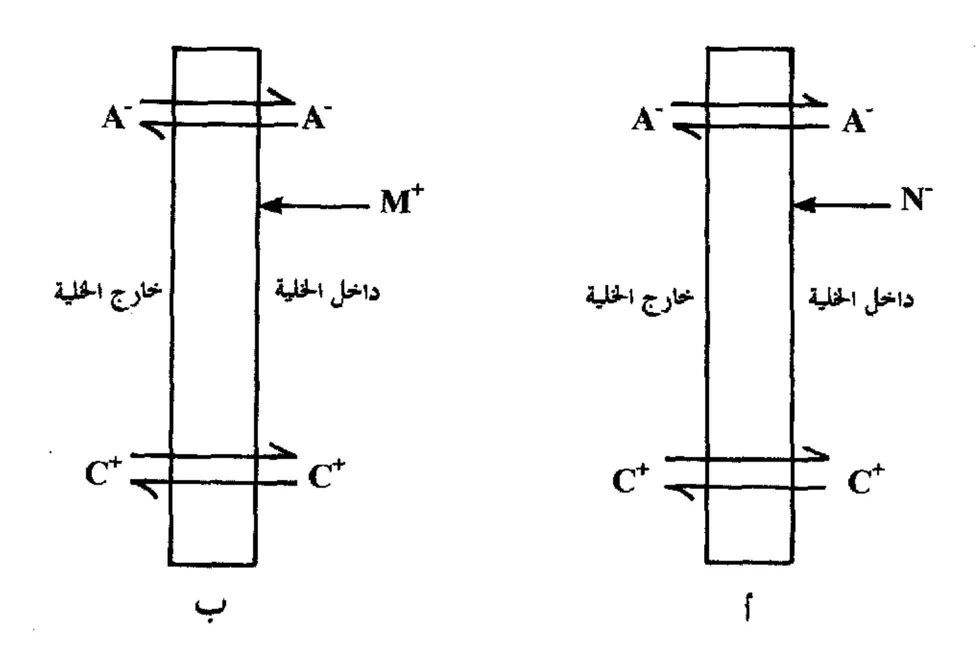
١- في (أ) يُلاحظ أن الغشاء غير منفذ للأيونات N^- لأنها أيونات ثابتة. وأن هذا الغشاء منفذ بصورة حرة للأيونات الموجبة C^+ والأيونات السالبة A^- من المحلول الخارجي. وهذا يعني أن كميات متساوية من الأيونات الموجبة والسالبة تنفذ من المحلول الخارجي عبر الغشاء حتى حصول حالة التوازن. غير أن هذا الاتزان لابد وأن يتعادل كهربائياً. ولذلك فإن هناك حاجة إلى أيونات موجبة إضافية لموازنة الأيونات السالبة الثابتة (غير القابلة للانتشار) على الجانب الداخلي للغشاء. وعليه فإن الأيونات الموجبة تكون بتركيز أكبر في المحلول الداخلي للخلية مما للمحلول خارج الخلية. كذلك فإن تركيز الأيونات السالبة في الداخل يكون أقل مما في خارج الخلية.

٢- في (ب) هناك حاجة للأيونات السالبة لموازنة الأيونات الموجبة الثابتة M^+ (غير القابلة للانتشار) على الجانب الداخلي للغشاء. وعليه ستكون الأيونات السالبة بتركيز أعلى مما في المحلول الخارجي. وأن تركيز الأيونات الموجبة في المحلول الداخلي سيكون أقل مما في المحلول الخارجي.

ولابد من تحقيق شرطين للوصول إلى الاتزان:

أ - تركيز الأيونات الموجبة يساوي تركيز الأيونات السالبة على كل جانب من الغشاء البلازمي.

ب - نسبة الأيونات الموجبة القابلة للنفاذ في الداخل إلى نسبتها في الخارج لابد وأن تساوي نسبة الأيونات السالبة القابلة للنفاذ في الخارج إلى نسبتها في الداخل بمعنى:



شكل (٦-٣)

شكل تخطيطي يوضح فكرة اتزان دونان

$$\frac{\text{الأيونات الموجبة في الداخل}}{\text{الأيونات الموجبة في الخارج}} = \frac{\text{الأيونات السالبة في الخارج}}{\text{الأيونات السالبة في الداخل}}$$

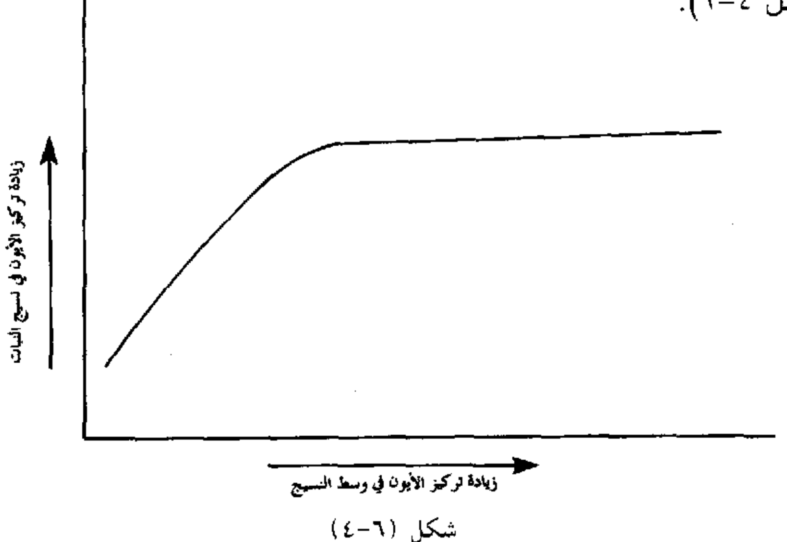
وحسب هذه الآلية فإن الجهد الكيميائي أو تركيز الأيونات لايكون بالضرورة متساوياً بين الداخل والخارج، ولابد من حصول توازن كهربائي حسب المعادلة أعلاه. ولقد وجد أن تراكم الزنك يكون تبعاً لحصول اتزان دونان فضلاً عن تكوين مشتقات الزنك غير المتأينة داخل الخلية.

ومما تقدم من أفكار وآراء والتي تخص التبادل الأيوني واتزان دونان فإن هناك مايوحي بأن معظم الأغشية الأحيائية ذات شحنات وهناك تباين في الجهد الكهربائي بين داخل الغشاء وخارجه. وعادة تكون الجوانب الداخلية من الخلية سالبة بالنسبة إلى الخارج. ويؤثر جهد الغشاء على سيل الأيونات لكنه ينشأ من انتشار غير متساوي للأيونات. وهناك عدة احتمالات لحصول هذا الفرق في الجهد الكهروكيميائي والتي ستناقش لاحقاً في عملية النقل النشط.

التدفق (الانسياب) الكتلي Mass Flow

تتحرك الأيونات في أنسجة الجذر مع التدفق الكتلي للماء. ويؤدي النتح إلى زيادة في امتصاص تلك الأيونات حيث يكون تأثير النتح بصورة مباشرة أو غير مباشرة. ويعتقد بعض الباحثين بأن تأثير النتح على امتصاص الأيونات يكون بتحريك الأيونات بعد وصولها إلى أوعية الخشب. أما عملية نقل الأيونات من محلول التربة إلى عناصر الخشب فقد يكون بالآلية السلبية (غير النشطة) التي سبق مناقشتها أو بالآلية النشطة التي ستناقش في الجزء التالي.

ومن الجدير بالذكر بأنه أُفترض أن جزءاً من حجم أنسجة الجذر غير مفصولة عن المحيط بواسطة غشاء أو أي حاجز انتشاري، وأن هذا الجزء إنما هو معني بالانتشار الحر للأيونات والذي يسمى المساحة الحرة الظاهرية Apparent free space. وقد أُستدل على وجود هذه المساحة بتجربة بسيطة حيث عندما يُنقل نسيج نباتي من وسط يحوي تركيزاً منخفضاً من أيون ما إلى وسط ذي تركيز عالٍ من نفس الأيون. فإن هناك امتصاص سريع للأيونات ويستمر ذلك حتى تهبط عملية الامتصاص وتصل إلى حالة مستقرة (شكل ٦-٤)، وهذا يعني أن امتصاص الملح يصبح حينئذ تحت السيطرة الحيوية. وعند إرجاع النسيج إلى وسط منخفض التركيز ثانية، فإن بعض الأيونات تنتشر ثانية إلى الوسط الخارجي. وهذا يعني أن جزءاً من ذلك النسيج معني بالانتشار الحر للأيونات (شكل ٦-٧). ولقد وجد أن ذلك يشمل المساحات البينية Intercellular spaces والجدر الخلوية (Cell walls) (شكل ٤-٢).



شكل (٦-٤)

تأثير زيادة تركيز الأيونات في وسط النسيج النباتي على معدل امتصاص تلك الأيونات

(Devlin, 1975)

النقل النشط Active Transport

تجمعت أدلة كثيرة على أن الأيونات تتراكم في أنسجة النبات ويكون ذلك ضد تدرج التركيز، أي أن تركيز تلك الأيونات يكون منخفضاً في بيئة النبات لكن تبقى عملية الضخ الأيوني إلى داخل خلايا النبات مستمرة. ويحدث ذلك التراكم للأيونات بطريقة لايمكن تفسيرها بالآليات التي سبق مناقشتها حيث تُثبط هذه العملية بدرجة الحرارة المنخفضة أو تركيز منخفض للأكسجين فضلاً عن المثبطات الحيوية. وتراكم الأيونات في هذه الحالة لابد وأن يكون بصرف طاقة حيوية. وعليه تسمى عملية نقل الأيونات بمساعدة الطاقة الحيوية بالنقل النشط Active transport. وبالعكس من الانتشار الميسَّرْ فإن النقل النشط يكون وحيد الاتجاه إما إلى داخل أو إلى خارج الخلية ويحدث بواسطة بروتينات حاملة. ولأن أنظمة النقل النشط تحرك الذائبات ضد التدرج في التركيز والجهد الكهروكيميائي فإن كثيراً مايُشار إليها على أنها مضخات Pumps.

وهناك عدد من الأدلة حول حدوث عملية النقل النشط وهي:

١- مثبطات التنفس والبناء الضوئي تثبط عملية نقل الأيونات، ومما لايغيب عن البال بأن هاتين العمليتين توفران طاقة حيوية.

٢- الظروف اللاهوائية ودرجات الحرارة المنخفضة تثبط عملية امتصاص الأيونات.

٣- كثير من الأيونات الممتصة بعد وصولها داخل الخلية لايمكن ارتشاحها أو تبادلها خارجياً.

٤- ظاهرة التضاد الأيوني Ion antagonism التي نوقشت سابقاً توحي بفكرة مواقع للمركبات الحاملة Carrier sites للأيونات.

٥- إن تراكم الأيونات أو استبعادها ضد التدرج في الجهد الكهروكيميائي يعني بأنه لابد من صرف طاقة لهذا الغرض.

فكرة المركب الحامل The Carrier Concept

يسمى جزء من النسيج أو الخلية والذي يسمح بدخول الأيونات من خلال تدخل طاقة حيوية بالمساحة الداخلية Inner space. وتبدأ المساحة الداخلية عندما تنتهي المساحة الخارجية. وكما ذُكر سابقاً فإن المساحة الخارجية هي المساحة التي تسمح للانتشار الحر للأيونات.

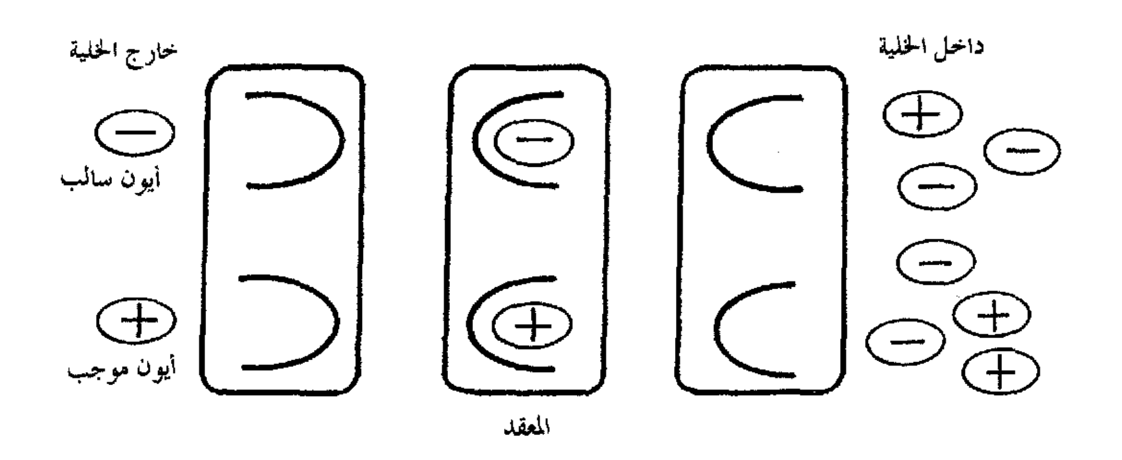
إن المنطقة الفاصلة بين المساحة الخارجية والمساحة الداخلية تكون غير منفذة للأيونات الحرة وتحتاج إلى نوع من المركبات الحاملة المتخصصة والتي ترتبط مع الأيونات في المساحة الخارجية وتوصلها إلى المساحة الداخلية. إن الحاجز غير المنفذ يكون عادة بشكل غشاء ويحوي المركب الحامل. والشكل (٦-٥) يوضح فكرة مبسطة عن فكرة المركب الحامل ودوره في نقل الأيونات حيث يتشكل مركب معقد من الأيون والحامل Carrier-Ion Complex وبعد ذلك يقوم هذا المعقد بدفع الأيونات إلى الداخل. والسؤال الذي يتبادر إلى الذهن هو ماهية خصائص ومميزات المركب الحامل فضلاً عن آلية تكوين معقد الأيون – الحامل. لذلك هناك عدد من النماذج، غير أن النموذج المقبول هو اشتراك ATP والإنزيمات في الأغشية البلازمية لتسهيل عملية النقل.

حامل + أدينوسين ثلاثي الفوسفات ← (Kinase) حامل – فوسفات + أدينوسين ثنائي الفوسفات

(منشط)

حامل – فوسفات + أيون ← معقد (أيون – فوسفات – حامل)

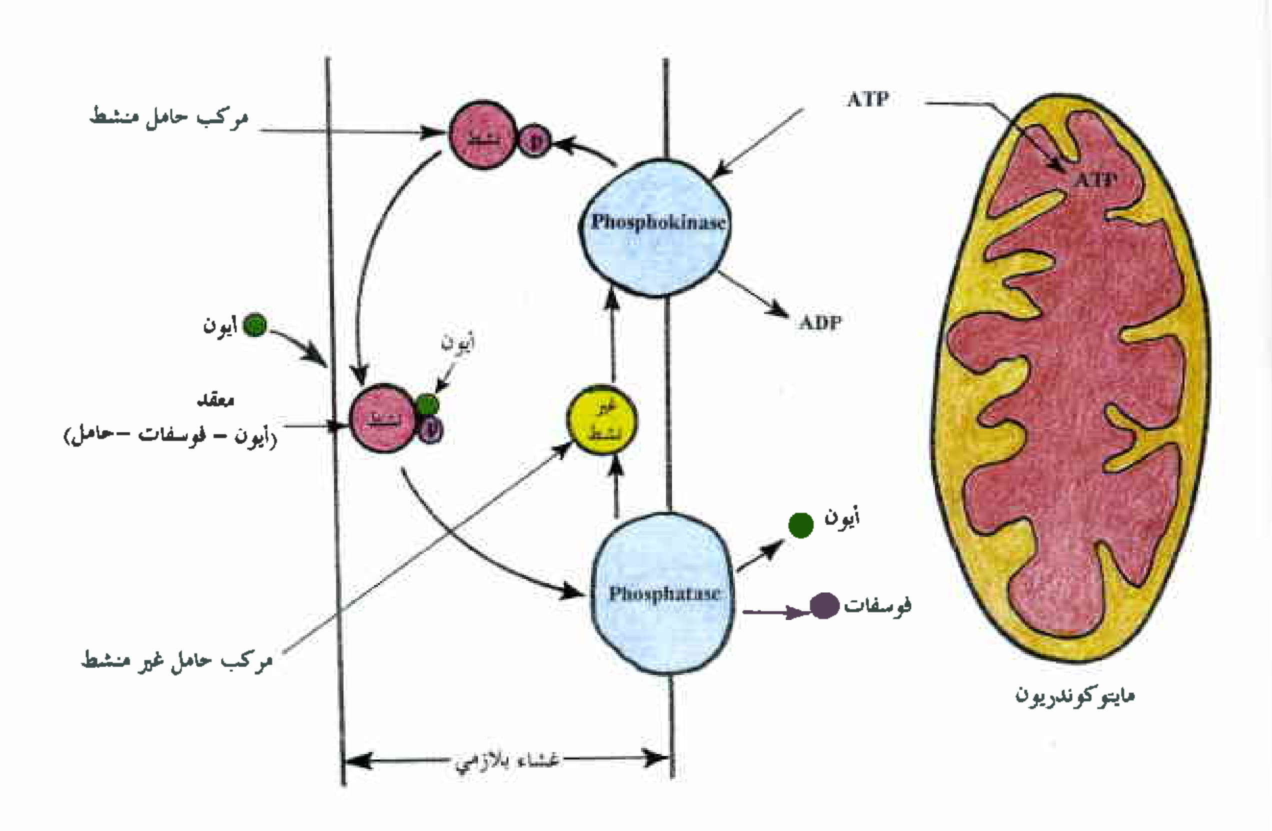
أيون – فوسفات – حامل ← (Phosphatase) حامل + أيون + فوسفات



شكل (٦-٥)

شكل تخطيطي يوضح فكرة عمل المركب الحامل

ويوضح الشكل (٦-٦) تخطيطاً لذلك.



شكل (٦-٦)

شكل تخطيطي يوضح كيفية اشتراك ATP وبعض الإنزيمات في الأغشية لتسهيل عملية نقل الأيونات

ومن الجدير بالذكر بأنه لايوجد تأكيد حتى وقت قريب حول الطبيعة الكيميائية للمركبات الحاملة، فقد كان تصور العلماء بأنها قد تكون جزيئات دهنية أو مركبات سايتوكروم وقد تكون بروتينات. وفي كل الأحوال فإن الطبيعة الحقيقية قد توضحت في السنوات الأخيرة على أنها مركبات بروتينية أو إنزيمية. وقد تأكد وجود المركبات الحاملة من خلال بعض التجارب التي نوجزها بما يلي:

١- تبادل النظائر Isotopic Exchange

إن الأيونات الممتصة بصورة نشطة غير قابلة للتبادل لدرجة كبيرة مع أيونات لذات النوع في المساحة الخارجية أو الوسط الخارجي. ويمكن استعمال أيونات مشعة والتي تبدو مفيدة في مثل هذه التجارب. وقد قام العالم الأمريكي عمانوئيل ابستين E. Epstein بهذه التجارب حيث درس امتصاص الكبريتات المشعة $^{35}S\ O_4$ لجذور نبات الشعير المفصولة وقد وجد أن امتصاص الكبريتات يكون بنوعين:

أ - أيونات نافذة.

ب - أيونات ممتصة امتصاصاً نشطاً.

إن الأيونات الممتصة بصورة نشطة غير قادرة على الانتشار العكسي Back diffusion وأن الغشاء البلازمي غير منفذ لهذه الأيونات، وحتى التبادل الأيوني بين الأيونات المشعة وغير المشعة غير ممكن. وقد عزي ذلك إلى تدخل المركبات الحاملة في عملية امتصاص الأيونات.

وقد أجريت التجربة الآتية والموضحة في الشكل (٦-٧):

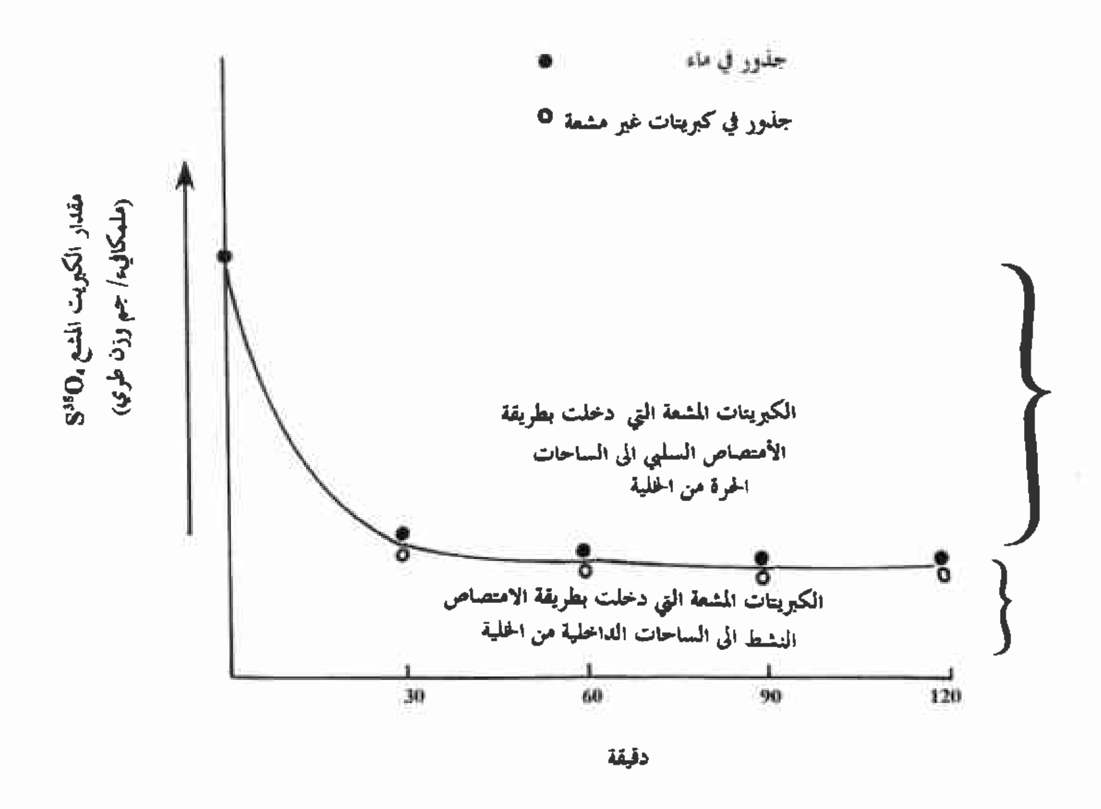
وضعت جذور شعير مفصولة في محلول $K_2\ ^{35}S\ O_4$ لمدة ٦٠ دقيقة. حُسب مقدار الكبريتات (المشعة) المأخوذة لبعض العينات، بينما وضعت عينات أخرى في ماء أو في محلول كبريتات $CaSO_4$ غير مشع إلى فترات تصل إلى ٢٠ دقيقة لملاحظة عملية إعادة الامتصاص Desorption، حيث لوحظ أن هناك فقدان لبعض الكبريتات المشعة وبقاء القسم الآخر داخل أنسجة الجذر دون أن يخرج إلى الوسط الخارجي. لذلك يمكن تقسيم الكبريتات المشعّة إلى نوعين:

أ - نوع دخل بطريقة الامتصاص السلبي إلى المساحات الحرة من الخلية.

ب - نوع دخل بطريقة الامتصاص النشط فلم يستطع الخروج حيث ارتبط بالمساحات الداخلية.

٢- ظواهر الإشباع Saturation Effects

إن زيادة تركيز الأيون في المحيط الخارجي للخلية لايزيد معدل امتصاص الأيون إلى حد كبير. وهناك حد معين عنده يكون معدل الامتصاص ثابتاً (شكل ٦-٤). وبعبارة أخرى يمكن الوصول إلى نقطة الإشباع والتي عندها تكون كافة مواقع الامتصاص النشط قد شُغلت. وهذا يؤكد على أن هناك عدد محدود من المركبات الحاملة والتي تقوم بعملية النقل النشط.



شكل (٦-٧)

فصل الكبريتات الممتصة إلى أيونات نافذة وأيونات ممتصة بالآلية النشطة. قبل بدء التجربة فإن جذور الشعير المفصولة قد عرضت إلى $K_2\ ^{35}S\ O_4$ (٥ر٠ ملمكافيء/لتر لمدة ٦٠ دقيقة)

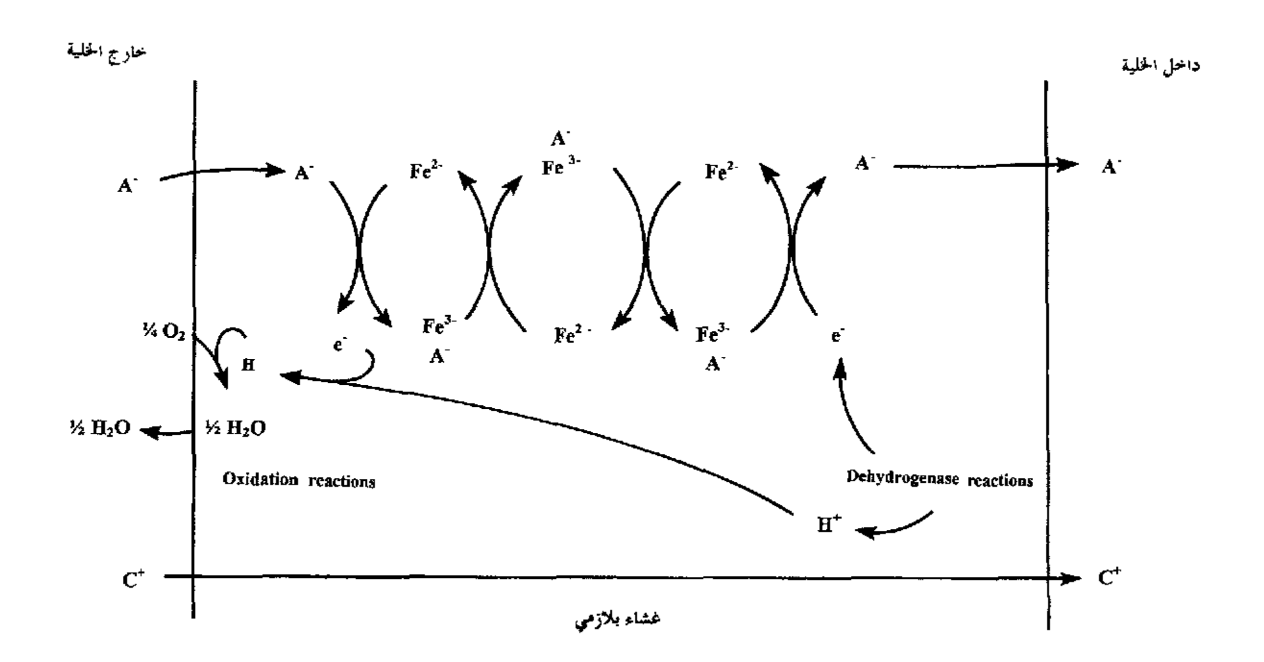
٣- التخصص Specificity

تُمتص الأيونات بمعدلات متباينة كما أن لها مستويات مختلفة من التراكم. وهذا يوحي بوجود مركبات حاملة متخصصة. ويمتاز هذا التخصص بالوضوح الشديد بين الأيونات ذات الطبيعة الكيميائية المختلفة، لكنه غير واضح وضعيف بين الأيونات ذات السلوك المتشابه. وعليه فإن بعض الباحثين قد وجدوا بأن الأيونات الموجبة مثل البوتاسيوم والسيزيوم والروبيديوم تتنافس مع بعضها البعض على المواقع نفسها بمعنى أن معدل امتصاص الروبيديوم يقل بإضافة البوتاسيوم أو السيزيوم إلى المحلول المغذي كما أن زيادة تركيز الروبيديوم في وسط الجذور تساعد في السيطرة على التأثيرات المثبطة للأيونين الآخرين. ولايقوم الصوديوم أو الليثيوم بعملية تثبيط امتصاص الروبيديوم وهذا يوحي بأن لهما مواقع مختلفة في الأغشية البلازمية.

وهناك أمثلة أخرى فيما يخص الأيونات السالبة حيث وجد أن السيلينات Selenate تثبط امتصاص الكبريتات ولكن لاتقوم بذلك مع الفوسفات أو النترات.

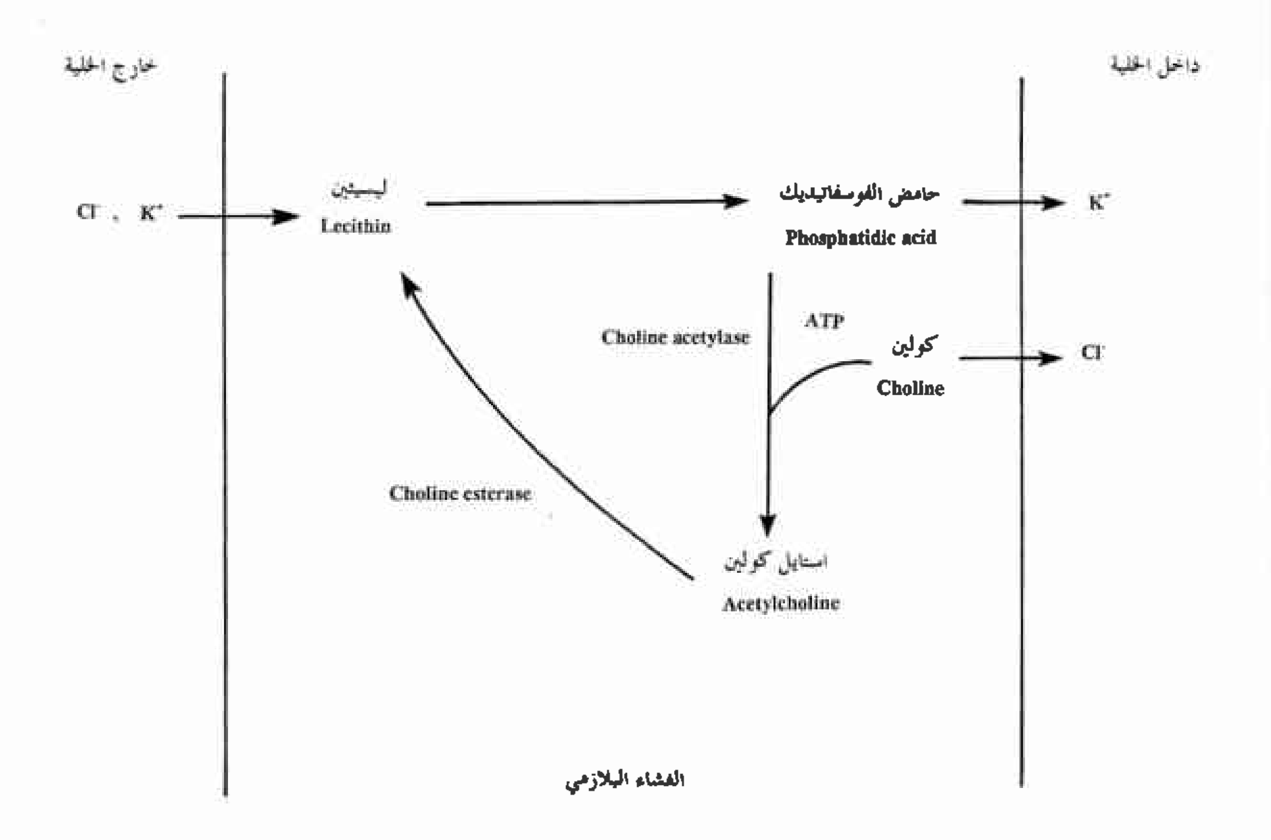
ومايحدث في التخصص وظواهر الإشباع يناظر إلى درجة كبيرة مايحدث في علاقة الإنزيم بمادة التفاعل.

وقد قدمت نظريات وفرضيات منذ الخمسينيات من القرن العشرين الميلادي لتوضيح آلية نقل الأيونات عبر الأغشية البلازمية. وكان لونديجارد Lundegardh قد افترض آلية مضخة السايتوكروم Cytochrome pump لامتصاص الأيونات السالبة Anions (شكل ٦-٨) والتي انتقدت بشدة من قِبل عدد من الباحثين. وفي الوقت نفسه قدمت فرضية آلية المركب الحامل التي تتضمن اشتراك ATP (Carrier mechanism involving ATP) والتي تفترض اشتراك الدهون الفوسفاتية Phospholipids لنقل الأيونات السالبة Anions والأيونات الموجبة Cations (شكل ٦-٩) والتي لم تلقى التأييد الكبير من قِبل الباحثين. ولمزيد من التفاصيل يمكن الرجوع إلى Devlin and Witham (١٩٨٣).



شكل (٦-٨)

مضخة السايتوكروم لنقل الأيونات عبر الأغشية البلازمية



شكل (٦-٩)

آلية النقل النشط التي تتضمن اشتراك ATP . الدهون الفوسفاتية تتحلل وتُبنى في دورة معينة خلالها تتم عملية ضخ الأيونات

آلية المركب الحامل التي تعتمد على أدينوسين ثلاثي الفوسفات

Carrier Mechanism Depending Upon ATP

قدمت هذه الفرضية لأول مرة من قبل Hodges (١٩٧٣) والتي استندت على دراسات أجريت على خلايا حيوانية. تعتمد هذه الآلية على نشاط إنزيم ATPase وهو مجموعة من إنزيمات بمقدورها أن تحلل ATP مائياً إلى ADP (أدينوسين ثنائي الفوسفات) وفوسفات غير عضوية.

$$ATP \xrightarrow{ATPase} ADP + Pi$$

ويمكن الاستفادة من الطاقة المتحررة من هذه العملية في عملية النقل للأيونات. وهناك بعض الأدلة على أهمية إنزيم ATPase ومنها وجود علاقة وثيقة بين نشاط ATPase ومعدل امتصاص الأيونات، حيث يقوم ATP بتوفير الطاقة لعملية النقل ويقوم ATPase في الغشاء البلازمي بتسهيل عملية تضمين الطاقة في النقل الأيوني. كما وجد أن هناك تشابهاً بين الحركية Kinetics الخاصة بتنشيط البوتاسيوم لإنزيم ATPase وحركية امتصاص البوتاسيوم في جذور نبات الشوفان Oat.

وبناءً على تلك المعلومات والأفكار فقد افترض Hodges (١٩٧٣) نموذجاً لتخمين امتصاص الأيونات السالبة والموجبة من قبل أنسجة النبات (شكل ٦-١٠).

وقد افترضت الخطوات الآتية لتوضيح هذه الآلية:

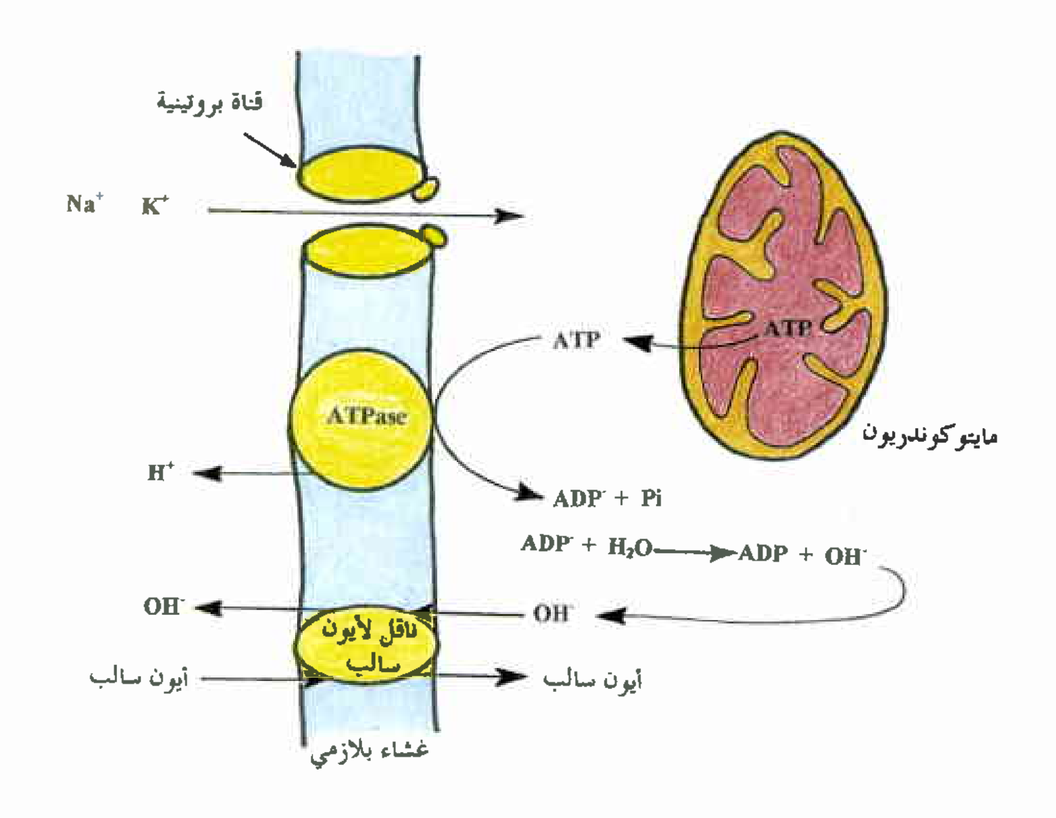
١- يقوم إنزيم ATPase المرتبط بالغشاء بفصل ATP إلى ADP^- (أيون سالب) وفسفورايل Phosphoryl cation (أيون موجب)

$$ATP \longrightarrow ADP^- + [O = P(OH)_2]^+ \quad \text{فسفورايل}$$

ويعد الفسفورايل أيون موجب غير مستقر لايلبث أن يتفاعل مع الماء لإنتاج بروتون تبعاً للمعادلة الاتية:

$$[O = P(OH)_2]^+ + HOH \longrightarrow H_3PO_4 + H^+$$

٢- يتحرر البروتون إلى الوسط الخارجي بواسطة مضخة بروتونية (H^+ pump) ونتيجة لذلك يتكون تدرج في الرقم الهيدروجيني pH عبر الغشاء.



شكل (٦-١٠)

آلية النقل النشط بالاعتماد على ATP

٣- يبقى الأيون السالب المعادل OH^- في السايتوبلازم ويتكون جهد كهربائي سالب للخلية بالمقارنة مع الوسط الخارجي.

٤- وهذا يؤدي إلى جذب الأيونات الموجبة بالتبادل مع البروتونات. ويدعى هذا النوع من الانتشار بالكهروأزموزية Electroosmosis، حيث يقوم ناقل الأيونات الموجبة بحمل تلك الأيونات إلى داخل الخلية.

٥- يفسر هذا النموذج أيضاً امتصاص الأيونات السالبة.

٦- إن ADP^- الناتج من تجزئة ATP والذي يتحرر إلى السايتوبلازم يسبب زيادة تركيز OH^- . وأن OH^- ناتج من تفاعل ADP^- مع الماء.

$$ADP^- + HOH \longrightarrow ADP + OH^-$$

٧- يقوم OH^- بتوجيه حامل للأيونات السالبة Anion carrier . وهذا الحامل يقوم بتبادل OH^- مع أي أيون سالب آخر خارج الخلية، غير أن هذا التبادل للأيون السالب يكون اختيارياً.

إن هذه الآلية تفترض أن ATPase بروتين حامل ناقل للبروتونات. وهناك العديد من المعطيات الجديرة بالاهتمام والتي تخص مضخة ATPase البروتونية ATPase-proton pump.

١- تتضمن العملية نقل البروتونات في اتجاه واحد من الداخل إلى الخارج.
٢- بما أن البروتونات المنقولة تحمل شحنة فينشأ تدرج كهروكيميائي عبر الغشاء فإن ذلك يعني أن المضخة البروتونية الخاصة بـ ATPase ماهي إلا مضخة مولدة للجهد الكهربائي Electrogenic تساهم مباشرة في إحداث الفرق في الجهد السالب عبر الغشاء البلازمي.
٣- بما أن البروتونات هي المنقولة أساساً فإن المضخة البروتونية ATPase - proton pump تنشيء تدرج بروتوني وتدرج كهربائي عبر الغشاء البلازمي. وهذا من شأنه المساعدة في انتاج ATP ، حيث إن الطاقة المخزونة في التدرج البروتوني الكهروكيميائي الناجم يمكن أن يُقرن بالشغل الخلوي حسب فرضية بيتر ميتشل الكيموأزموزية Mitchell' s chemiosmotic hypothesis والتي ستوضح لاحقاً في الفصول الخاصة بالأيض النباتي. وثمة طرق مختلفة لعملية اقتران التدرج البروتوني الكهروكيميائي مع حركة الذائبات عبر الأغشية البلازمية والتي يمكن تلخيصها في الشكل (٦-١١) وكما يلي :

أ - بما أن المضخة هي مولدة للجهد الكهربائي Electrogenic فإنها تساهم في الامتصاص السلبي (غير النشط) للأيونات الموجبة مثل البوتاسيوم ويكون ذلك من خلال قنوات أيونية خاصة. وهذا مايسمى نظام أحادي النقل Uniport system.

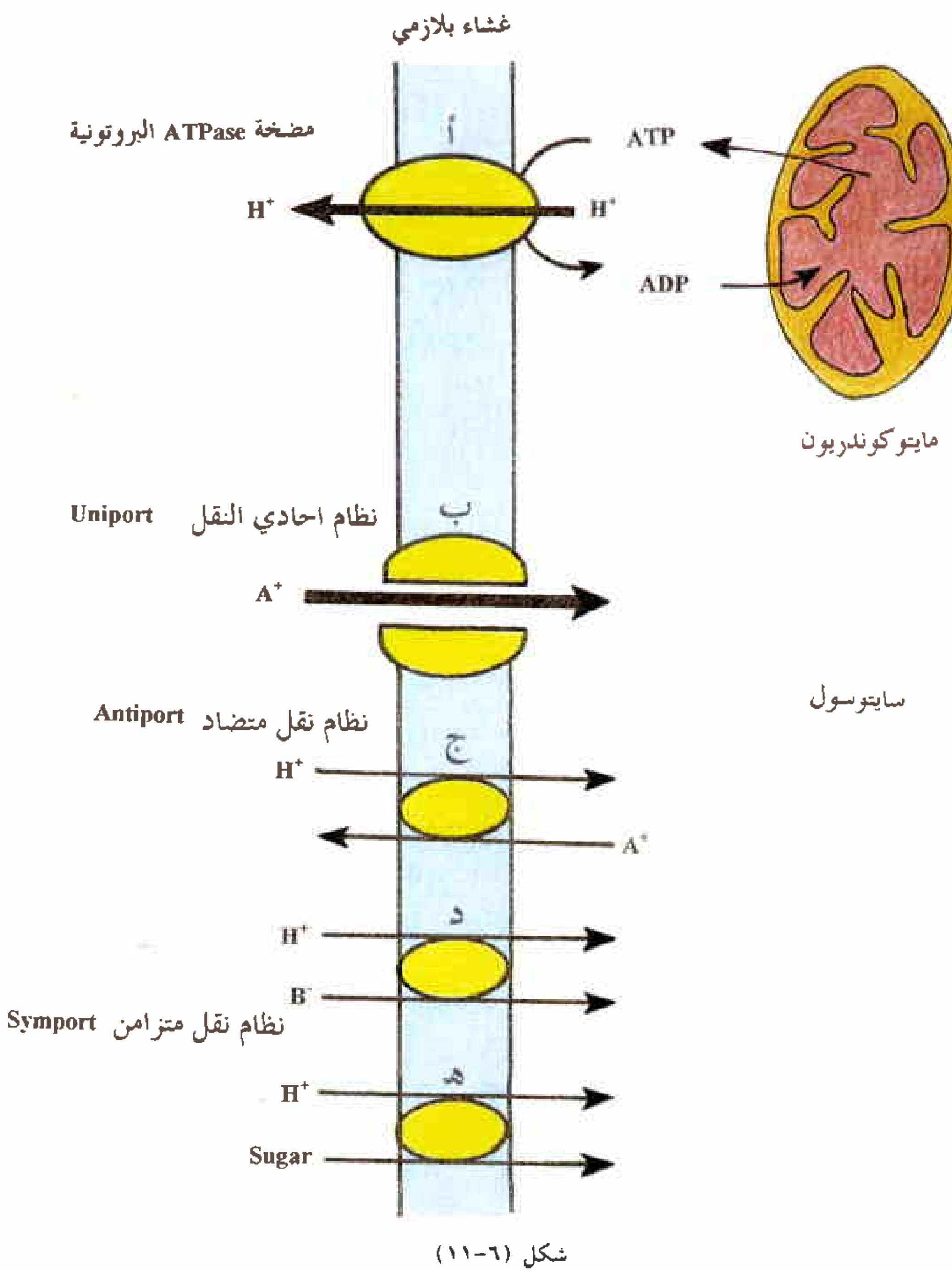
ب - عودة البروتونات إلى السايتوسول يمكن أن يقترن مع نقل مشترك Cotransport لجزيئات ذائبة أخرى. ويساهم في ذلك البروتين الحامل نفسه أيضاً، كما أن حركة الذائب الثاني يكون مع التدفق البروتوني إلى الداخل مع التدرج الكهروكيميائي حيث يتدفق البروتون إلى الداخل وفي الوقت نفسه وبواسطة الحامل ذاته يتدفق

أيون موجب مثل الكالسيوم إلى الخارج. ويسمى هذا النوع من النقل المشترك بالنقل المتضاد Antiport.

ج - وثمة مثالين لما يسمى بالنقل المتزامن Symport حيث ذائبان يتحركان في اتجاه واحد وفي الوقت نفسه. ففي المثال الأول ضخ بروتوني للخلية مقترن بامتصاص أيونات سالبة ضد التدرج الكهروكيميائي. وفي المثال الثاني فإن التدرج البروتوني يمكن أن يُستغل لتقوية امتصاص ذائبات غير مشحونة مثل السكريات.

إن الأمثلة الثلاثة الأخيرة والتي تمثل نقل مشترك للأيونات إنما هي أشكال من النقل النشط والذي يكون بواسطة بروتينات حاملة خاصة.

ومن الجدير بالذكر بأن علماء فسيولوجيا الحيوان قد قدموا أنماطاً لعملية النقل النشط والتي يمكنها استثمار طاقة ATP لعملية الضخ النشط لبعض الأيونات أهمها البوتاسيوم والصوديوم والمغنيسيوم. وقد أكدت التجارب أن طاقة ATP يمكن استغلالها بصورة مباشرة أو غير مباشرة. فعلى سبيل المثال تعد مضخة الصوديوم - البوتاسيوم Na^+ - K^+ ATPase Pump مثالاً جيداً لاستغلال طاقة ATP بشكل مباشر، بينما يعد دخول أيونات أخرى أو خروجها من الخلية نتيجة لتثبيت تدرج بروتوني أو أيوني الناجم عن استغلال ATP مثالاً جيداً للنقل النشط غير المباشر والذي تم توضيحه في المناقشة السابقة.



شكل (٦-١١)

الطرق المختلفة لتكوين تدرج بروتوني عبر الأغشية البلازمية

أ - مضخة ATPase البروتونية

ب - نظام أحادي النقل Uniport system

ج - نظام نقل متضاد Antiport system

د - هـ نظام نقل متزامن Symport system

وظائف العناصر المعدنية الضرورية وأعراض نقصها

Functions of the Essential Mineral Elements and Symptoms of Mineral Deficiency

سنحاول في هذا الجزء مناقشة موضوعين رئيسين هما الوظائف الفسيولوجية والكيموحيوية للعناصر (جدول ٦-١) وأعراض نقص تلك العناصر.

(١) النيتروجين Nitrogen N

يقوم النبات بامتصاص النيتروجين بشكل أمونيوم NH_4^+ أو نترات NO_3^- وبعد ذلك تختزل داخل النبات وتتحول إلى الشكل العضوي في بناء الخلية النباتية.

وظائف النيتروجين

١- يشكل النيتروجين الجزء المهم في تركيب الأحماض الأمينية وبالتالي البروتينات:

$$R-\underset{NH_2}{\overset{H}{C}}-COOH$$

حامض أميني

٢- يوجد في تركيب مركبات مهمة مثل الأحماض النووية DNA و RNA، حيث يدخل في تركيب البيورينات Purines (أدينين Adenine وجوانين Guanine) وكذلك البايريميدينات Pyrimidines (ثايمين Thymine وسايتوسين Cytosine ويوراسل Uracil) (شكل ٦-١٢).

٣- يدخل في تركيب البورفيرينات Porphyrins التي تدخل في تشكيل جزيئات الكلوروفيل والسايتوكرومات Cytochromes (شكل ٦-١٣).

٤- يدخل في تركيب المرافقات الإنزيمية NAD, NADP

NAD = Nicotineamide Adenine Dinucleotide
NADP = Nicotineamide Adenine Dinucleotide phosphate

والتي ستناقش لاحقاً في الفصل السابع.

٥- تحوي الفيتامينات على النيتروجين.

٦- يدخل في تركيب الهرمونات النباتية مثل اندول-٣-حامض الخليك والسايتوكاينينات Cytokinins والتي ستناقش في الفصل الخامس عشر.

جدول (٦-١)

أدوار العناصر المعدنية الضرورية

العنصر	الأدوار
النيتروجين	مكون للأحماض الأمينية والأميدات والبروتينات والأحماض النووية والنيكليوتيدات والمرافقات الإنزيمية وغيرها.
الفسفور	مكون للسكريات الفوسفاتية والأحماض النووية والنيكليوتيدات والمرافقات الإنزيمية والدهون الفوسفاتية. له دور رئيسي في التفاعلات التي تتضمن اشتراك ATP.
البوتاسيوم	ضروري كعامل مساعد لأكثر من ٤٠ إنزيم. له دور في الحركات الثغرية كما يحافظ على التعادل الكهربائي في خلايا النبات.
الكبريت	أحد مكونات الأحماض الأمينية سيستين Cysteine وسيستاين Cystine وميثيونين Methionine وبالتالي يدخل في تركيب البروتينات. من مكونات حامض ليبويك Lipoic acid والمرافق الإنزيمي أ والثيامين بايروفوسفات Thiamine pyrophosphate وجلوتاثيون Glutathione وبيوتين Biotin ومركبات أخرى.
الكالسيوم	مكون للصفيحة الوسطى للجدر الخلوية. ضروري كعامل مساعد لبعض الإنزيمات المشمولة في التحلل المائي لـ ATP والدهون الفوسفاتية. ويمثل المراسل الثاني Second messenger في عملية التنظيم الأيضي.
المغنيسيوم	ضروري بشكل غير متخصص لعدد كبير من الإنزيمات المشمولة في نقل الفوسفات. مكون لجزيء الكلوروفيل.
الحديد	مكون للسايتوكرومات وبروتينات الحديد غير الحاوية على مجموعة الهيم المشمولة في البناء الضوئي، تثبيت النيتروجين والتنفس.
المنغنيز	ضروري لنشاط بعض إنزيمات نزع الهيدروجين Dehydrogenase ونزع الكربون Decarboxylase و Kinases و Oxidases و Peroxidases وأنه ضروري بشكل غير متخصص لإنزيمات أخرى منشطة بالأيونات الموجبة Cations. والعنصر مطلوب أيضاً لعملية تحرير O_2 أثناء عملية البناء الضوئي.
البورون	هناك دليل غير مباشر لدورها في نقل الكربوهيدرات. البورات تشكل معقدات مع بعض الكربوهيدرات.
النحاس	مكون ضروري لإنزيمات Ascorbic acid oxidase و Tyrosinase و Monoamine oxidase و Uricase و Cytochrome oxidase. مكون البلاستوسيانين Plastocyanin في بعض النباتات.
الزنك	مكون ضروري لإنزيمات Alcohol dehydrogenase و Glutamic dehydrogenase و Carbonic anhydrase وإنزيمات أخرى. ضروري لبناء الأوكسينات.
المولبدينوم	مكون لإنزيم Nitrate reductase. ضروري لتثبيت النيتروجين
الكلور	ضروري لتفاعلات البناء الضوئي وتحرير الأكسجين.
النيكل	مكون لإنزيمي Urease و Hydrogenase وضروري لأيض اليوريدات Ureides.

البيورينات
PURINES

أدينين
Adenine (A)

جوانين
Guanine (G)

الباريميدينات
PYRIMIDINES

ثايمين
Thymine (T)

سايتوسين
Cytosine (C)

يوراسل
Uracil (U)

شكل (٦-١٢)

القواعد العضوية التي تدخل في تركيب الأحماض النووية

١٦

بورفيرين
PORPHYRIN

كلوروفيل
Chlorophyll

هيم
Heme

شكل (٦-١٣)

البورفيرين Porphyrin والمركبات الناتجة منه مثل الكوروفيل Chlorophyll والهيم Heme

أعراض نقص النيتروجين

إن سبب أعراض نقص النيتروجين هو تأثر العمليات الحيوية ويمكن معالجتها بإضافة الأسمدة الكيمياوية الحاوية على النيتروجين. وتتلخص أعراض نقص النيتروجين في النبات بما يلي:

١- هبوط في معدل النمو وبالتالي تبقى النباتات صغيرة والسيقان طويلة ورفيعة والأوراق صغيرة.

٢- شحوب الأوراق Chlorosis ويكون ذلك في الأوراق السفلى ولايلبث أن ينتشر إلى باقي الأوراق فضلاً عن سقوط الأوراق المبكر. تبدأ ظاهرة الشحوب برأس الورقة ثم العرق الوسطي ويسود الشحوب بعد ذلك معظم أجزاء الورقة.

٣- يُعاق نمو الجذور وخصوصاً التفرعات الجذرية.

٤- إن سبب هبوط نمو النبات بصورة عامة هو هبوط في عمليتي الانقسام الخلوي Cell division والاتساع الخلوي Cell enlargement.

٥- نتيجة لاضطراب الفعاليات الحيوية تزداد صبغة الأنثوسيانين في أوراق النبات الذي يعاني من نقص النيتروجين.

٦- تزداد نسبة المجموع الجذري/المجموع الخضري Root/Shoot Ratio وهذا يعني أن نمو الجذور يكون نسبياً أكبر من نمو الأوراق والسيقان.

(٢) الفسفور Phosphorus P

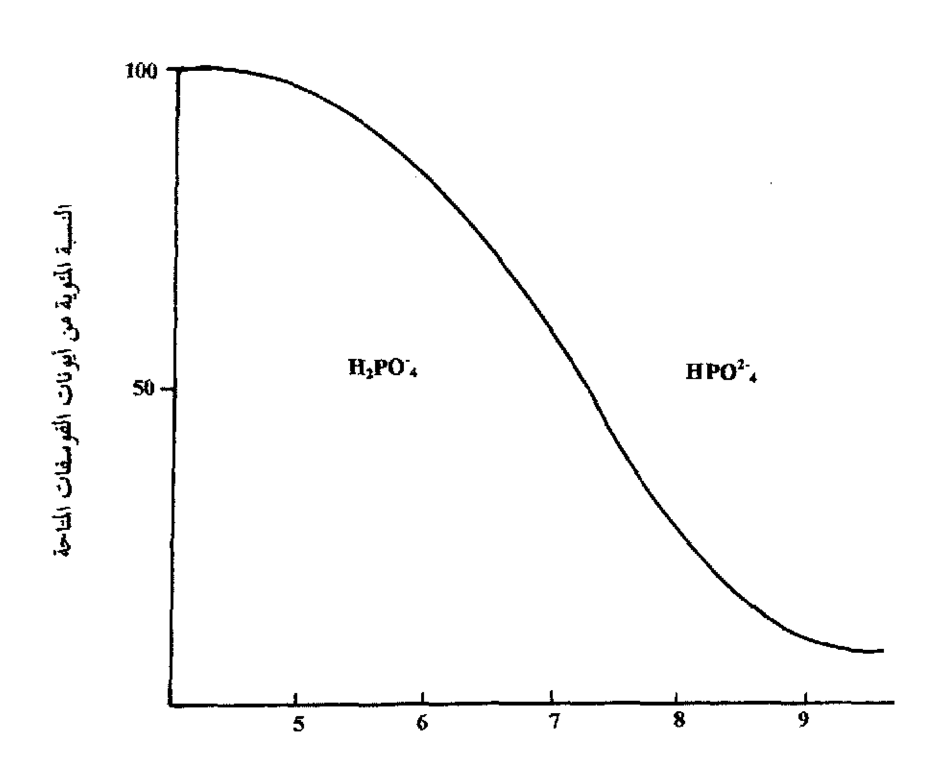
وهو من العناصر الغذائية الضرورية الكبرى ويطلق عليه اسم مفتاح الحياة The key to life وذلك لدوره المباشر في معظم العمليات إذ لايمكن لهذه العمليات داخل الخلايا النباتية أن تتم بدونه. يوجد فسفور التربة بشكلين أساسيين هما الفسفور المعدني والفسفور العضوي، غير أن الفسفور المتاح للنبات يكون بثلاثة أشكال وهي:

- PO_4^{3-}
- HPO_4^{2-}
- $H_2PO_4^{1-}$

والأيونان الأخيران من أهم أيونات الفسفور في محلول التربة وأن النسبة بين هذين الأيونين تعتمد على الرقم الهيدروجيني كما في شكل (٦-١٤) فعند الرقم الهيدروجيني (٥) ينعدم وجود HPO_4^{2-} ، بينما عند الرقم (٧) فإن الأيونين يكونان بكميات

$$HPO_4^{2-} + H^+ \rightleftharpoons H_2PO_4^-$$

متساوية تقريباً. وأن أكثر أيونات الفوسفات أهمية في الامتصاص هو الذي يحدث بين الرقمين الهيدروجينيين ٥ – ٦. وأن نقص الرقم الهيدروجيني أو زيادته يؤدي إلى قلة إتاحة هذا الأيون للامتصاص. وأن زيادة الرقم الهيدروجيني تخفض $H_2PO_4^-$ وتزيد HPO_4^{2-}. أما عند الرقم الهيدروجيني ٧ فإن الأيونين متاحان للنبات بدرجة متساوية.



شكل (٦-١٤)

النسبة بين $H_2PO_4^-$ و HPO_4^{2-} في علاقتهما مع تركيز أيون الهيدروجين

وظائف الفسفور

يُوزع الفسفور الممتص من قبل النبات على كل خلية حية داخل النبات للمشاركة في العمليات الحيوية للنبات ومن أهم العمليات التي يشارك فيها الفسفور هي:

١- تحليل الكربوهيدرات والمواد الأخرى الناتجة من عملية البناء الضوئي لتحرير الطاقة اللازمة للعمليات الحيوية.

٢- يدخل في تركيب الأحماض النووية RNA, DNA.

٣- يشترك الفسفور في تركيب العديد من المركبات التي تشارك في تكوين الأحماض النووية أو تلك التي توفر الطاقة للعمليات الحيوية. ومن تلك المركبات:

Uridine Triphosphate UTP

مهم في تكوين السكروز والكالوز والسكريات المتعددة

Cytidine Triphosphate CTP

مهم في تكوين الدهون الفوسفاتية

Adenosine Triphosphate ATP

مهم في توليد الطاقة وتكوين مركبات عضوية مهمة مثل السكريات (شكل ٦-١٥)

Guanosine Triphosphate GTP

مهم في تكوين وبناء البروتينات والأحماض النووية الرايبوزية RNAs

٤- يشارك في تركيب المرافقات الإنزيمية NAD^+ و $NADP^+$ التي تساهم في عمليات حيوية مهمة مثل البناء الضوئي والتحلل السكري Glycolysis والتنفس وبناء الأحماض الدهنية والأحماض الأمينية.

٥- له أهمية كبيرة في عملية تكوين وانقسام الخلايا. وقد وجد أنه يشارك في تحفيز تكشف الجذور كما يساعد في اكتمال نمو النبات وتكوين البذور والثمار.

أعراض نقص الفسفور

تتشابه أعراض نقص هذا العنصر مع عنصر النيتروجين حيث تظهر أعراض النقص على الأوراق القديمة. ومن أعراض النقص على النبات:

١- سقوط الأوراق مبكراً ويكون لونها وردي أو أحمر نتيجة لزيادة صبغة الأنثوسيانين.

٢- تتكون مساحات متنخرة Necrotic ميتة على الأوراق وأعناقها والثمار. وفي بعض الأحيان تتلون الأوراق باللون الأخضر الداكن.

٣- يتصف النبات بالنمو البطيء وتكون النباتات صغيرة وذات نمو جذري محدود وسيقان نحيفة وقصيرة وتتأثر عملية نمو البراعم سلباً كما تظهر علامات الشيخوخة في وقت مبكر وسريع.

٤- تكون نوعية الثمار والبذور غير جيدة فضلاً عن نقص في الإنتاجية.

قاعدة نيتروجينية (أدينين)
Adenine

ثلاث مجموعات فوسفات
Phosphate groups

سكر رايبوز
Ribose

شكل (٦-١٥)

جزيء ATP (أدينوسين ثلاثي الفوسفات)

ترتبط مجاميع الفوسفات مع بعضها البعض بروابط ذات طاقة عالية والتي يُشار إليها بـ ~ .

وبالتحلل المائي فإن كل رابطة تُطلق ٧٣٠٠ سعرة لكل وزن جزيئي جرامي من ATP

٥- يكون النخاع Pith واسع والأنسجة الوعائية ضيقة مقارنة مع النباتات العادية.

٦- يحدث اضطراب في أيض الكربوهيدرات حيث تتراكم هذه المركبات في الأنسجة التي تعاني من نقص الفسفور.

(٣) الكالسيوم Calcium Ca

وهو أحد العناصر الغذائية الضرورية للنبات والذي يتركز بكميات كبيرة في قشرة الأرض ويختلف محتوى الترب من عنصر الكالسيوم باختلاف نوعية التربة والظروف المناخية السائدة. إن مصادر الكالسيوم في التربة هي الصخور والمعادن الحاوية عليه ويمكن أن يضاف إلى التربة بشكل سماد كما يوجد ممتزاً (متجمع سطحياً) على غروانيات التربة العضوية وغير العضوية، ويُمتص من قبل النبات بشكل Ca^{2+}.

وظائف الكالسيوم

١- أحد المكونات الأساسية في تركيب الجدار الخلوي ذلك أنه يدخل في تركيب الصفيحة الوسطى ويكون بشكل بكتات الكالسيوم.

٢- عنصر ضروري لعمليتي الانقسام الخلوي والاتساع الخلوي، ذلك أنه ضروري لتشكيل الصفيحة الخلوية والمغزل وكمادة رابطة في البروتينات النووية التي تشكل الشبكة الكروماتينية أثناء الانقسام الخلوي. هذا فضلاً عن أنه يزيد من لدونة Plasticity الأنسجة النباتية ويُنقص من نفاذية الأغشية.

٣- يدخل في تركيب الأغشية الخلوية حيث أن الدهون الفوسفاتية مثل الليسيثين Lecithin تكون بشكل أملاح كالسيوم، وعليه فهو ضروري للسلامة الفيزيائية والوظيفة الطبيعية لتلك الأغشية.

٤- يعد الآن مراسل ثاني Second messenger لبعض الاستجابات الهرمونية مثل الأكسينات والسايتوكاينينات فضلاً عن الفايتوكروم Phytochrome والاستجابات البيئية مثل الضوء والجاذبية الأرضية.

٥- يعد هذا العنصر من العناصر المحفزة لمجموعة مهمة من الإنزيمات منها:
.Phospholipase, Arginine Kinase, ATPase, Adenyl kinase, Potato apyrase, α-amylase

٦- يساعد في تكوين بروتينات النبات وذلك عن طريق زيادة كمية النترات الممتصة من قبل النبات عند إضافة الأسمدة الحاوية على النيتروجين بصورة نترات. كما أنه يساعد في تكوين العقد الجذرية. وأن تثبيت النيتروجين الجوي من قبل النباتات البقولية يحتاج إلى كمية مناسبة من الكالسيوم.

٧- يمنع حدوث عملية انفصال Abscission أجزاء النبات.

٨- يساهم في نمو حبوب اللقاح.

أعراض نقص الكالسيوم

عنصر الكالسيوم غير متحرك Non-mobile element وعليه فإن أعراض النقص تظهر في نهايات النبات والأوراق الحديثة. ويمكن إيجاز أعراض النقص بما يلي:

١- ظهور تشوهات في أجزاء النبات وأنسجته مثل قصر الجذور وتلونها باللون البني كما تظهر الأوراق بشكل غير طبيعي. كما تشمل التشوهات أطراف النبات في الجذور والسيقان والأوراق الغضة.

٢- ظهور اصفرار على طول حافات الأوراق الغضة والتي تصبح فيما بعد متنخرة مع ظهور تبقعات وموت للأنسجة في تلك المناطق.

٣- تتأثر عمليات الاتساع الخلوي ويكون الانقسام الفتيلي (المايتوزي) غير طبيعي وذلك من خلال تأثير الكالسيوم على الشبكة الكروماتينية أو تشكيل المغزل. كما تُلاحظ سرعة تكوين الفجوات في مناطق القمم النامية للسيقان بمعنى أن نقصه يعجل شيخوخة الخلايا.

٤- هناك بعض الملاحظات في العضيات الخلوية مثل نقص عدد المايتوكوندريا.

٥- زيادة محتوى الكربوهيدرات في أوراق بعض النباتات ويتزامن ذلك مع هبوط محتوى الكربوهيدرات في الجذور والسيقان وهذا يعني حدوث اضطراب في أيض الكربوهيدرات.

(٤) المغنيسيوم Magnesium Mg

وهو أحد العناصر الكبرى والضرورية في خصوبة التربة وتغذية النبات. ومصادر المغنيسيوم في التربة هي المعادن الأولية مثل بيوتايت Biotite وسيربنتاين Serpentine والمعادن الثانوية مثل معادن الطين. وبعض الترب تحوي مغنيسيوم بشكل كربونات مغنيسيوم و دولومايت Dolomite ($CaCO_3.MgCO_3$). وقد يضاف بشكل أسمدة كيمياوية. ويُمتص من قبل النبات بشكل Mg^{2+}.

وظائف المغنيسيوم

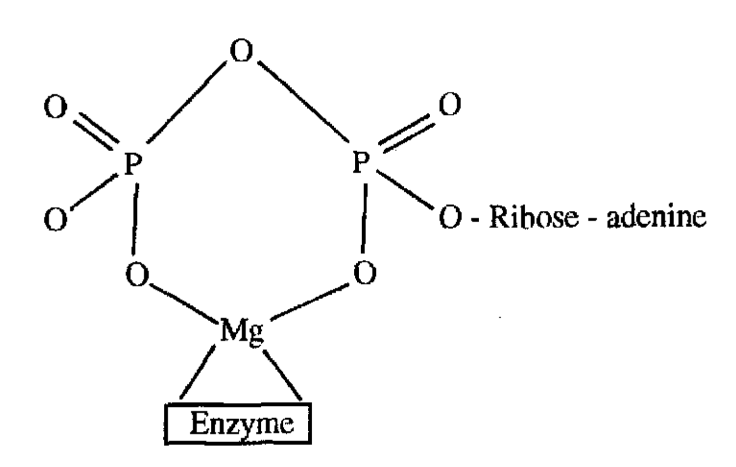
١- جزء من تركيب المادة الخضراء (الكلوروفيل) ويعد المفتاح المعدني لهذه المادة. كل جزيء كلوروفيل يحوي على ذرة واحدة من المغنيسيوم وهو يوجد في مجموعة البورفيرين Porphyrin ولايغيب عن بالنا أهمية المادة الخضراء في عملية البناء الضوئي.

٢- لهُ دور في أيض الكربوهيدرات ذلك أنه محفز لكثير من الإنزيمات. ومن تلك الإنزيمات Glucokinase، Fructokinase، Hexokinase، Decarboxylase، Phosphoglyceric kinase. وكذلك يحفز الإنزيمات الرئيسية في عملية تثبيت الكربون في عملية البناء الضوئي مثل Ribulose bisphosphate carboxylase، Phosphoenolpyruvate carboxylase وغيرها من الإنزيمات.

٣- عنصر ضروري في تكوين السكريات داخل النبات ويؤدي دوراً في انتقال وتوزيع النشا.

٤- لهُ دور مهم في التفاعلات الخاصة ببناء الأحماض النووية.

٥- يؤدي دوراً ناقلاً للفوسفات Phosphate transfer في تفاعلات أيض الكربوهيدرات وبناء الأحماض النووية ضمن مركب حامل وسطي Intermediate carrier وبالتالي فهو يقوم بربط ATP مع الموقع الفعال للإنزيم (المخطط أدناه).



٦- يشكل مادة رابطة في الجسيمات الدقيقة Microsomes التي تتألف من Mg وبروتين و RNA (Protein - Mg - RNA). ويُعتقد أن دور Mg هو لربط الوحدات الصغيرة التي تشكل الجسيمات الدقيقة.

أعراض نقص المغنيسيوم

عنصر المغنيسيوم متحرك وبالتالي فإن أعراض النقص تظهر على الأوراق المسنة لاتلبث أن تنتقل إلى الأجزاء الحديثة من النبات. ويمكن إيجاز أعراض النقص بما يلي:

١- تصبح الأوراق في نباتات ذوات الفلقتين متصلبة لكنها هشة سهلة الكسر وتكون

العروق الوسطية ملتوية مع ظهور اصفرار. وفي حالات النقص الشديد تموت الأنسجة بمناطق معينة من الورقة ويسود اللون الأصفر على طول الورقة التي تبدو مخططة. ويحصل التنخر بشكل خاص في أطراف الورقة.

٢- في نباتات ذوات الفلقة الواحدة تظهر على قاعدة الورقة بقع صغيرة ذات لون أخضر داكن وهذا يخالف اللون الأصفر الشاحب الذي يُلاحظ في نصل الورقة.

٣- زيادة صبغة الأنثوسيانين في أنسجة النبات.

٤- تشغل الخلايا الكلورنشيمية مساحة أكبر، بينما يشغل النخاع مساحة أصغر. والخلايا تكون صغيرة الحجم كبيرة العدد.

٥- يتغير التركيب الدقيق للبلاستيدة الخضراء. يقل عدد الجرانات Grana وتكون غير منتظمة الشكل. في بعض الحالات تتجمع حبيبات النشا في البلاستيدة الخضراء نتيجة لاضطرابات حيوية وتركيبية.

(٥) البوتاسيوم Potassium K

عنصر مهم في تغذية النبات ولاتقل أهميته عن النيتروجين والفسفور. وأن مصادر البوتاسيوم هي الصخور الحاوية على معادنه الأولية. وبالرغم من أنه لايدخل تركيبياً في جسم النبات كما هو الحال في العناصر التي دُرست أو العناصر التي ستدرس لكنه مهم في إتمام الكثير من العمليات الفسيولوجية والكيموحيوية. ويمتص بكميات كبيرة عن طريق الامتصاص النشط وهو من العناصر المتحركة جداً Very mobile element. ويتركز في الأماكن النشطة مثل الأنسجة الإنشائية (المرستيمية). وأهمية البوتاسيوم تتجلى في علاقته بتكوين البروتين وتجهيز منظمات النمو مثل السايتوكاينينات فضلاً عن علاقته بمعدل النمو. ويُمتص من قبل النبات بشكل k^+.

وظائف البوتاسيوم

١- حفظ التوازن المائي حيث أنه يخفض الجهد المائي والدليل على ذلك دوره في عملية فتح الثغور وغلقها.

٢- يؤثر في العديد من العمليات الفسيولوجية مثل البناء الضوئي والتنفس وتكوين المادة الخضراء. ويكون دوره في الأيض من خلال تنشيط الإنزيمات مثل بناء الروابط الببتيدية وأيض البروتين والكربوهيدرات. وفي الحقيقة، هناك أكثر من ستين إنزيم تحتاج إلى أيونات موجبه أحادية التكافؤ لنشاطها ومن تلك الإنزيمات: Starch synthetase ،Kinases ،Dehydrogenases ،Oxidoreductases ،Transferases

٣- يعجل البوتاسيوم انتقال المواد التمثيلية كما يشجع تثبيت ثاني أكسيد الكربون.
٤- يساهم في عمليات الفسفرة الضوئية والنقل الالكتروني وتكوين ATP.
٥- يشجع انقسام الخلايا ونمو الأنسجة الإنشائية.
٦- له دور في تكوين مركبات عالية الوزن الجزيئي مثل البروتينات، كما أن له دور في اختزال النترات في العقد الجذرية للنباتات البقولية.
٧- قد يحل الصوديوم محل البوتاسيوم في بعض الفعاليات الفسيولوجية والأيضية مثل تنشيط بعض الإنزيمات مثل Malic dehydrogenase وفي امتلاء الخلايا.

أعراض نقص البوتاسيوم

لاتظهر أعراض نقص البوتاسيوم بصورة مباشرة على شكل أعراض ظاهرة. لكن هناك بعض الملاحظات والشواهد:

١- نقص في معدل النمو في النبات وتبدو السيقان قصيرة وضعيفة وتصبح حساسة للإصابة بفطريات تعفن الجذور.
٢- ذبول عام للنبات وتعاني الثغور من غلق جزئي.
٣- ظهور بعض التشوهات غير الطبيعية في الأنسجة والعضيات الخلوية ويشمل ذلك الكامبيوم (النسيج الإنشائي) Cambium والخشب واللحاء وتكوين اللجنين، هذا فضلاً عن تشوهات في البلاستيدات الخضر والمايتوكوندريا.
٤- يظهر اصفرار وتنخر في الأوراق ويبتديء بالظهور عند حافة الأوراق ويمتد إلى الوسط ثم يصبح لون الحافات بنياً.

(٦) الكبريت Sulfur S

يُعد الكبريت من العناصر الغذائية المهمة الضرورية والكبرى وهو من العناصر غير المتحركة. إن مصادر الكبريت في التربة هي الصخور الحاوية على الكبريت والكبريت الجوي والكبريت العضوي والكبريت المضاف على شكل أسمدة. يعتمد دور الكبريت في التربة على عمليات الأكسدة والاختزال في التربة. وفي دورة الكبريت يتأكسد الكبريت العضوي وكبريتيد الهيدروجين وعنصر الكبريت وأسمدة الكبريت المضافة إلى التربة بسبب أنواع من البكتريا التابعة للجنس *Thiobacillus* وهي بكتريا هوائية. تتحول تلك المركبات إلى كبريتات:

$$H_2S + 2O_2 \longrightarrow H_2SO_4$$

$$2S + 3O_2 + 2H_2O \longrightarrow 2H_2SO_4$$

ويمتص النبات الكبريتات في مدى واسع من تركيز أيون الهيدروجين غير أن الكبريتات لابد من اختزالها قبل أن تصبح متاحة للاستفادة منها.

$$SO_4^{-2} + ATP \xrightarrow[Mg^{2+}]{Sulfurylase} APS + P - P$$

أدينوسين – ٥ – فوسفوكبريتات Adenosine-5'-phosphosulfate (APS)

$$APS + ATP \xrightarrow{Kinase} PAPS + ADP$$

٣–فوسفو أدينوسين – ٥ – فوسفوكبريتات (PAPS)

3'-Phosphoadenosine-5'-phosphosulfate (شكل ٦–١٦)

وفي هاتين الخطوتين تتم عملية تنشيط الكبريتات. وأن المركب PAPS يحوي الكبريتات المنشطة وتُضمن بعد ذلك في الأحماض الأمينية والبروتينات.

أدينوسين – 5` – فوسفوكبريتات

Adenosine – 5` - phosphosulphate (APS)

3` – فوسفو ادينوسين – 5` – فوسفوكبريتات

3` - Phosphoadenosine – 5` - phosphosulphate (PAPS)

شكل (٦–١٦)

التركيب الكيمياوي لـ Adenosine-5-phosphosulfate (APS)

و 3-Phosphoadenosine-5-phosphosulfate (PAPS)

وظائف الكبريت

١- يشترك في تكوين بروتينات النبات إذ أنه يختزل داخل النبات لتكوين أحماض أمينية مثل: سيستاين Cystine، سيستين Cysteine وميثيونين Methionine (شكل ٦-١٧أ).

٢- يساهم في الأنشطة الأيضية للفيتامينات التي تحوي على الكبريت مثل بيوتين Biotin، وثايمين Thiamine والمرافق الإنزيمي أ Co-enzyme A (شكل ٦-١٨)

٣- يوجد في مجاميع SH (Sulfhydryl) في كثير من الإنزيمات وبالتالي فإنها ضرورية لعمل تلك الإنزيمات.

٤- وجد أن هناك روابط ثنائي الكبريتيد Disulphide bond في عديد الببتيد والبروتينات وهي ضرورية في وظائف الكبريت. (شكل ٦-١٧ب)

٥- يساعد في تثبيت النيتروجين حيث يدخل في تركيب إنزيم Nitrogenase وكثير من الإنزيمات الأخرى.

٦- مجموعة SH- تزيد من مقاومة النبات للبرودة.

٧- مسؤول عن النكهة اللاذعة للخردل والكرنب واللفت والفجل وغيرها من النباتات التابعة للعائلة الصليبية Cruciferae.

أعراض نقص الكبريت

تتشابه أعراض نقص الكبريت والنيتروجين غير أن حركة الكبريت أقل سرعة من حركة النيتروجين. وفيما يلي أعراض نقص الكبريت الأساسية:

١- هبوط في معدل النمو. ويكون معدل نمو الأجزاء العليا من النبات أكثر تأثراً من نمو الأجزاء السفلى.

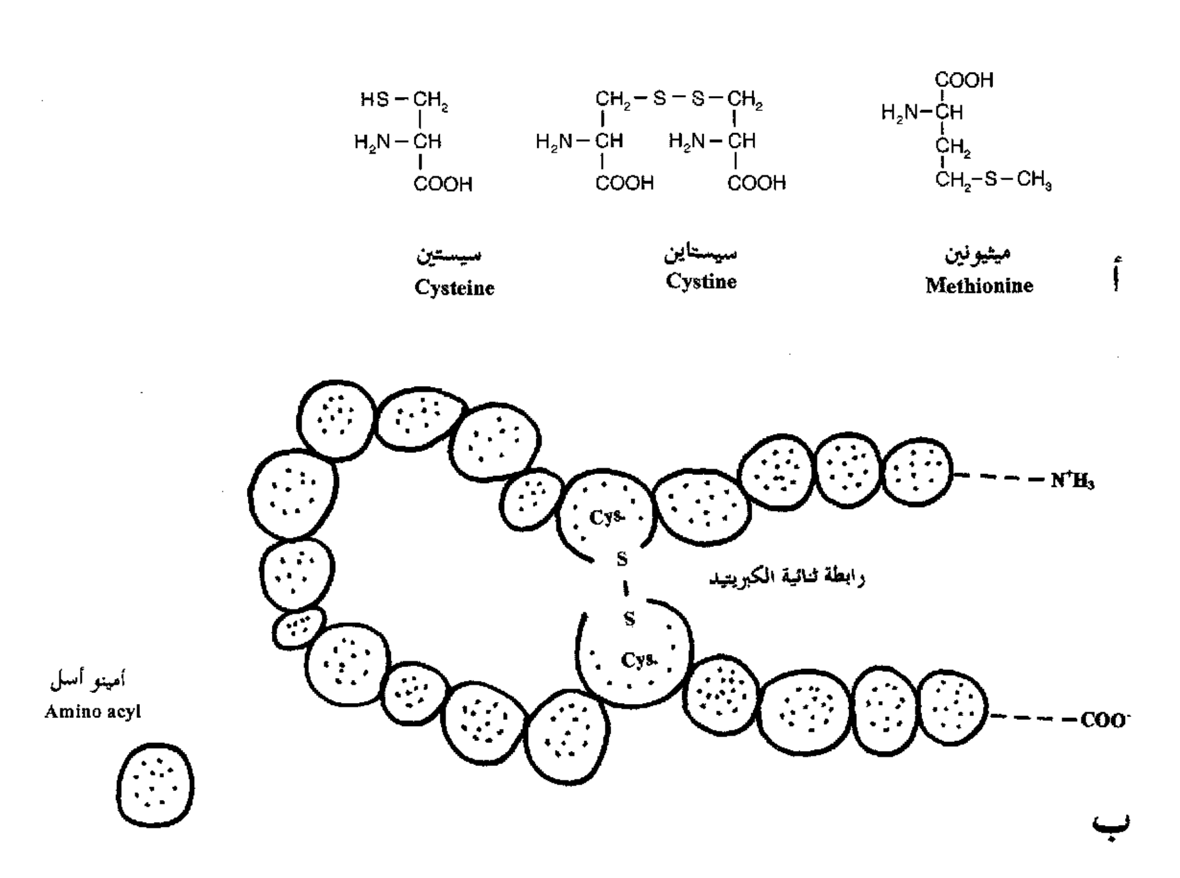
٢- تصبح النباتات صلبة وقابلة للكسر (هشة) وتبقى سيقان النباتات ضعيفة.

٣- تظهر أعراض النقص في الأوراق أولاً حيث يتغير لون الورقة من الأخضر الفاتح إلى الأصفر الفاتح ومن ثم إلى الأصفر الداكن وبعدها يعم الاصفرار كافة أجزاء النبات.

٤- هناك تغيرات في التركيب الدقيق للبلاستيدات الخضر حيث يُلاحظ أن نظام مابين الصفائح Interlamellar system يَنقصْ وطبقات الجرانات Grana تزداد مع نقص الكبريت (شكل ٦-١٩).

٥- تلاحظ تغيرات كيموحيوية ويمكن إيجازها بما يلي:

أ - تتأثر سلباً عمليات بناء البروتينات حيث تتراكم الأحماض الأمينية غير الحاوية على الكبريت.



شكل (٦-١٧)

أ - الأحماض الأمينية التي يوجد فيها كبريت

ب - سلسلة عديد اليسبتيد وتُلاحظ الرابطة ثنائية الكبريتيد (S-S bridge)

ثيامين (فيتامين ب 1)
Thiamine (Vitamin B_1)

بيوتين
Biotin

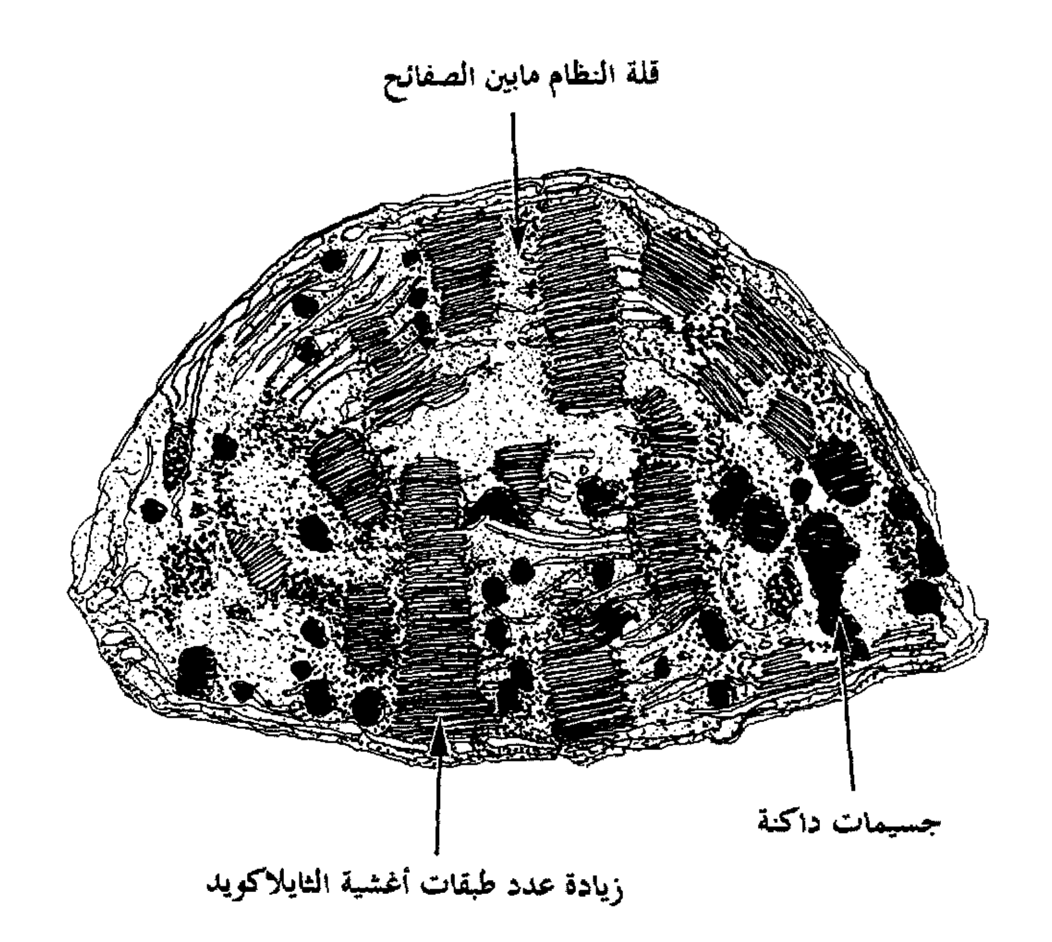
ثيامين بايروفوسفات
Thiamine pyrophosphate

حامض ليبويك
Lipoic acid

المرافق الإنزيمي أ
Co A – SH

شكل (٦-١٨)

التراكيب الكيمياوية للفيتامينات والمركبات الأخرى التي يدخل في تركيبها الكبريت



شكل (٦-١٩)

التركيب الدقيق للبلاستيدة الخضراء تحت ظروف نقص عنصر الكبريت حيث تلاحظ الجرانات بطبقات عديدة وقلة في النظام مابين الصفائح وزيادة الجسيمات الداكنة

(Devlin, 1975)

ب - لوحظ تراكم النشا والسكروز والمركبات النيتروجينية المذابة في بعض النباتات لكن السكريات المختزلة قليلة.

إن تراكم المركبات النيتروجينية الذائبة متأتية من تثبيط بناء البروتين وزيادة تحلل البروتين.

(٧) الحديد Iron Fe

وهو من العناصر الضرورية للنبات ويؤدي أدواراً مهمة في حياة النبات وذلك إما أنه يشترك تركيبياً في مواد النبات أو أنه ينشط بعض العمليات الإنزيمية. يوجد في التربة بأشكال مختلفة منها الأكاسيد والكبريتيدات والكربونات والكبريتات والسيليكات، كما يوجد في معادن ثانوية. هناك ثلاثة أشكال للحديد المعدني الذائب في محلول التربة هي الحديدوز Fe^{2+} والحديديك Fe^{3+} والحديد المخلبي Fe-chelate. ومن العوامل التي تؤثر في جاهزية الحديد هي:

أ - إنخفاض المادة الصلبة وارتفاع كربونات الكالسيوم الحرة مما يؤدي إلى زيادة القاعدية حيث يترسب الحديد بشكل هيدروكسيد الحديد.

ب - المستويات العالية من الفسفور تؤدي إلى ترسيب الحديد بشكل فوسفات الحديد.

ج - المستويات العالية من العناصر الصغرى مثل النحاس والزنك تؤدي إلى إحلالها محل الحديد.

د - تركيز أيون الهيدروجين يؤثر في جاهزية (تيسر) الحديد حيث أن الرقم الهيدروجيني العالي يقلل من نشاط الحديديك في محلول التربة بتفاعله مع أيون الهيدروكسيل لتكوين هيدروكسيد الحديديك

$$Fe^{3+} + 3(OH)^- \longrightarrow Fe(OH)_3$$

وظائف الحديد

١- يعد جزءاً تركيبياً للسايتوكرومات النباتية المسؤولة عن نقل الالكترونات والأنظمة الإنزيمية التي يكون فيها الهيم Heme أو الهيمين Haemin كمجاميع إضافية Prosthetic groups. وتشمل إنزيمات الهيم Peroxidase ،Catalase، Cytochrome oxidase وغيرها. وبالرغم من أن الدور الدقيق لهذه الإنزيمات في أيض النبات لازالت غير مدروسة بشكل واضح، غير أنه بات معروفاً بأن للسايتوكرومات دوراً في عمليات الأكسدة والاختزال مثل التنفس والبناء الضوئي والنقل الإلكتروني والنقل النشط للأيونات.

٢- يدخل في تركيب وبناء البلاستيدات الخضر حيث تحوي على ٨٠٪ من الحديد الكلي في النبات، ذلك أن له دور في بناء بروتين هذه البلاستيدات وخصوصاً بروتينات النقل الالكتروني، كذلك فإن عملية بناء الكلوروفيل تحتاج إلى عنصر الحديد.

٣- يدخل في تركيب فيريدوكسين Ferredoxin وهي المادة المستقبلة الثابتة للإلكترونات في سلسلة النقل الإلكتروني خلال عملية البناء الضوئي. كما أن مادة

فيريدوكسين ضرورية لاختزال النتريتات والكبريت وتمثيل النيتروجين.

٤- شُخِّصَ الحديد كمادة موجودة في مختلف الفلافوبروتينات Flavoproteins وهي فعالة في عمليات الأكسدة الأحيائية.

٥- له دور في تنشيط بعض الإنزيمات مثل Nitrate reductase، Nitrogenase

أعراض نقص الحديد

عنصر الحديد غير متحرك وبالتالي تظهر أعراض النقص في الأجزاء الغضة. ويمكن إيجاز أعراض النقص كما يلي:

١- تتمثل أعراض النقص بظهور الاصفرار مابين العروق الدقيقة ويظهر سطح الورقة كشبكة رقيقة من العروق المتشابكة تحصر فيما بينها المناطق الشاحبة، أي أن الشحوب أو الاصفرار يظهر في المناطق التي لاتحوي على عروق. لكن في حالات النقص الشديد فإن العروق هي الأخرى يصبح لونها أصفراً. ويمكن أن يُعزى سبب الاصفرار إلى علاقة الحديد ومحتوى المادة الخضراء فضلاً عن تثبيط بناء البروتين وبالتالي يؤثر ذلك على بناء المادة الخضراء وتكوين البلاستيدات الخضر.

٢- في أوراق المحاصيل الحقلية مثل الحبوب فإن أعراض النقص تكون على شكل أشرطة متبادلة من اللون الأصفر والأخضر على امتداد طول الورقة.

٣- نقص الحديد قد يسبب تغيرات في التركيب الدقيق للبلاستيدات الخضر مثل قلة عدد وحجم الجرانات.

٤- هناك بعض الأدلة على أن للحديد دور ما في عملية البناء الحيوي للكلوروفيل، فقد وجد أن نقص الحديد في النبات من شأنه أن ينقص من تكاثف الجلايسين Glycine وسكسنايل المرافق الإنزيمي Succinyl CoA لتكوين حامض أمينو - ليفيولينيك Amino-levulinic acid والذي يعد منشئاً لبناء الكلوروفيل.

غير أن هناك حالات أخرى تكون فيها الأوراق الشاحبة حاوية على الكمية نفسها من الحديد في الأوراق العادية أو ربما أكثر ويُعزى ذلك إلى عدم إمكانية الاستفادة من الحديد بمعنى أنه غير متاح للنبات. وهذا من شأنه أن يثبط تكوين البلاستيدات من خلال تثبيط بناء البروتين.

(٨) المنغنيز Manganese Mn

وظائف المنغنيز

١- المشاركة في نظام النقل الالكتروني في عملية البناء الضوئي، حيث يؤثر في تفاعلات الضوء (تفاعلات هل Hill reaction) حيث يساعد في عملية التحلل الضوئي للماء Photolysis.

٢- منشط لبعض إنزيمات التنفس فضلاً عن إنزيمات أيض النيتروجين، ومن تلك الإنزيمات Malic dehydrogenase, Oxalosuccinic decarboxylase, Oxidases, وإنزيمات نزع الهيدروجين Dehydrogenase الأخرى.

٣- التركيز العالي من هذا العنصر يؤدي إلى انخفاض في تركيز الأكسينات في الأنسجة النباتية. وعليه تتأثر عملية الاتساع الخلوي سلباً فضلاً عن صغر حجم الجدر الخلوية.

٤- له دور في اختزال النترات.

أعراض نقص المنغنيز

عنصر غير متحرك وتشبه أعراض نقصه أعراض نقص المغنيسيوم وفي بعض الحالات يحل محله في أنشطة أيضية معينة، مثل ربط ATP مع الموقع الفعال للإنزيم. تتميز أعراض نقصه بظهور بقع صفر أو بقع متنخرة بين العروق في الورقة. تتأثر البلاستيدات الخضر سلباً كما يكون توزيع الكلوروفيل غير منتظم. تظهر بقع رمادية على الحبوب وبقع رمادية مخضرة ذات شكل بيضوي على المناطق القاعدية للأوراق الغضة.

(٩) النحاس Copper Cu

وظائف النحاس

١- يدخل في تركيب مركب بلاستوسيانين Plastocyanin الذي يقوم بحمل الالكترونات وينقلها إلى مركبات أخرى في نظام النقل الالكتروني في تفاعلات الضوء في عملية البناء الضوئي.

٢- يدخل في تركيب عدد من الإنزيمات مثل:

Laccase, Tyrosinase, Cytochrome oxidase, Polyphenol oxidase, Ascorbic acid oxidase, Phenolases

وبالتالي فإنه يؤثر في الأيض النباتي.

٣- يساعد أو يشترك في عمليات أيضية مهمة مثل تثبيت ثاني أكسيد الكربون في عملية البناء الضوئي وفي تكوين وثبات الكلوروفيل والمواد الأخرى. كما يشترك في تحفيز تكوين الأحماض النووية وفي العمليات الحيوية للكربوهيدرات. ويؤثر أيضاً في تكوين العقد الجذرية التي بدورها تؤثر في عملية تثبيت النيتروجين الجوي. وقد قدمت بعض الأدلة على أن للنحاس دور في بناء بروتين خاص يدعى ليجهيموجلوبين Leghaemoglobin الذي يمتلك ألفة عالية مع الأكسجين والذي يوجد في تلك العقد. هذا فضلاً عن الدور المحتمل لعملية الأكسدة النهائية بوجود إنزيم Cytochrome oxidase. إن ذلك من شأنه خفض الأكسجين وتسهيل عملية تثبيت النيتروجين في تلك العقد.

٤- يوجد النحاس في تركيب إنزيم Superoxide dismutase الذي يوجد في الكائنات الهوائية. حيث يقوم هذا الإنزيم بالتخلص من الجذر فوق الأكسيد Super oxide radical O_2^- الذي يتكون من الأكسجين الجزيئي. وهناك اعتقاد جازم بأن سبب هلاك الكائنات غير الهوائية المجبرة Obligately anaerobic عند تعرضها للأكسجين هو عدم وجود هذا الإنزيم في خلاياها.

أعراض نقص النحاس

عنصر النحاس غير متحرك وأعراض النقص نتيجة لذلك تظهر في باديء الأمر على الأجزاء الفتية وبشكل عام فإن النبات يبدو قصيراً مع سقوط الأوراق الغضة Summer dieback. وقد لوحظت بعض الأعراض في نباتات مختلفة مثل تلون قمم الأوراق باللون الأبيض وتبدو الأوراق رفيعة وتأخذ شكلاً لولبياً. وفي نباتات أخرى تظهر تنخرات على أطراف الأوراق الغضة والتي تستمر على طول حافة الورقة. وفي حالات النقص الشديد لاتتكون عناقيد زهرية.

(١٠) الزنك Zinc Zn

وظائف الزنك

١- يشترك في بناء الأُكسينات مثل اندول حامض الخليك IAA، ويُعتقد أن الزنك ضروري لتكوين تربتوفان Tryptophan وهو المادة الأولى في عملية بناء الأُكسين. ونتيجة لذلك فإن للزنك دور في استطالة ونمو النبات.

٢- يحفز عدد من الإنزيمات مثل: Enolase, Carbonic anhydrase

الباب الثالث

الكيمياء الحيوية والأيض

Biochemistry and Metabolism

الفصل السابع

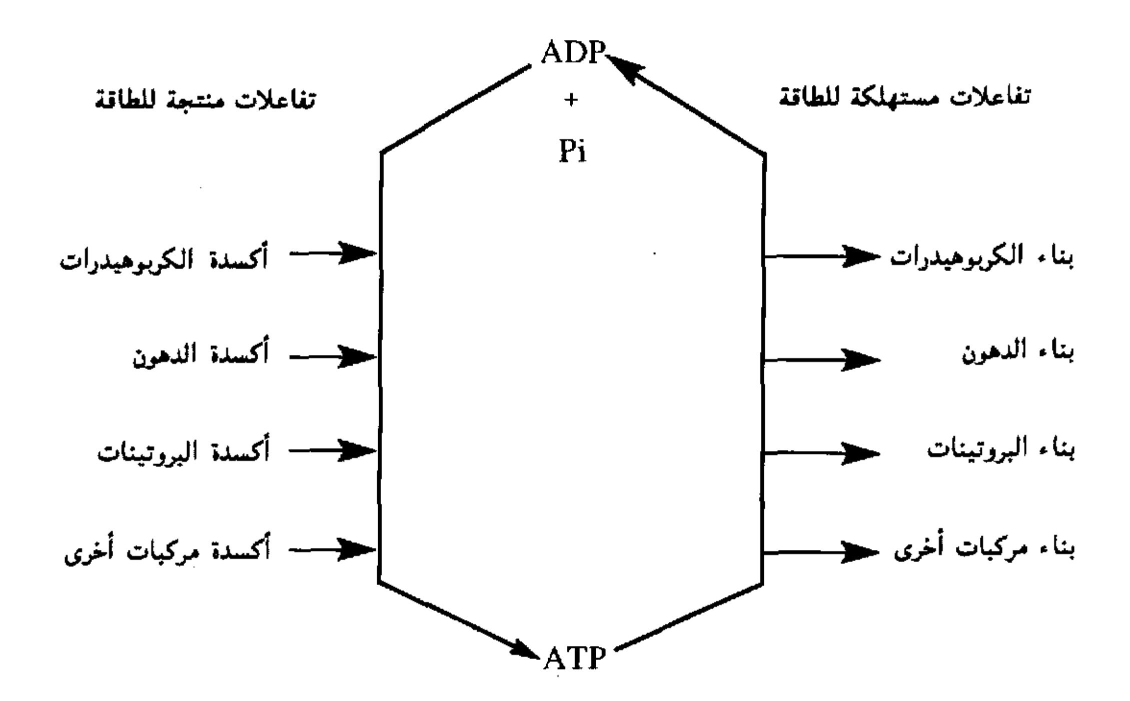
الأيض الخلوي

Cellular Metabolism

تعني كلمة الأيض Metabolism تفاعلات البناء والهدم. ومن أهم عمليات البناء التي تحصل على وجه الأرض هي عملية البناء الضوئي Photosynthesis. فالكائنات الحية النباتية والطحالب تقوم بالاستفادة بأقل من ٢٪ من الطاقة الشمسية التي تصل إلى الأرض، حيث تقوم تلك الكائنات بعملية البناء الضوئي والتي يتم فيها تحول الطاقة الضوئية إلى طاقة كيميائية مخزونة في روابط المواد المصنعة. وتُستغل تلك الطاقة لإستمرارية حياة تلك الكائنات فضلاً عن أن تلك المواد تصبح مادة غذائية للكائنات الحية الأخرى غير ذاتية التغذية. وتقوم عملية التنفس Respiration باستخلاص الطاقة المخزونة في تلك المواد وتوفير المركبات الوسطية لإنجاز الكثير من عمليات البناء. وعملية التنفس في حقيقتها عملية أكسدة والتي يمكن تلخيصها بأنها إما إزالة الكترون بمفرده وإما إزالة الكترون بشكل ذرة هيدروجين. وعمليات البناء والهدم بما تشمله كافة التفاعلات الكيميائية داخل الخلية تسمى الأيض الخلوي Cellular metabolism.

ويمكن القول بأن عمليات البناء تحتاج إلى طاقة ويمكن وصفها بأنها عملية اختزال بإضافة الكترونات أو بإضافة ذرات هيدروجين.

جزيء مؤكسد + H . H ⟵ جزيء مختزل
(إدخال طاقة)



شكل (٧-١)

مخطط يوضح التفاعلات المنتجة للطاقة والتفاعلات المستهلكة للطاقة

أما عمليات الأكسدة فهي عمليات هدمية(تحللية) Degradative process والتي تقوم بإطلاق الطاقة.

جزيء مختزل ← جزيء مؤكسد + هيدروجين
↓
تحرر طاقة

وفي كل لحظة تحدث آلاف من التفاعلات الكيميائية في الخلايا. وعملية التوزيع للنظام الغشائي الداخلي للخلية Compartmentalization تساعد في عزل أنواع مختلفة من التفاعلات. وفي داخل العضيات المختلفة فإن تلك التفاعلات منظمة في مسارات أيضية، وبعض تلك المسارات محللة وتحرر طاقة مثل تحليل الكربوهيدرات في المايتوكوندريا وهناك مسارات أخرى بنائية وتحتاج إلى طاقة مثل بناء الدهون (شكل ٧-١) في الشبكة الإندوبلازمية الملساء.

وإضافة إلى الطاقة فإن عمليات الأيض تحتاج إلى عوامل مساعدة تسمى الإنزيمات Enzymes. هذا الموضوع سيناقش في الفصل الثامن.

The Concept of Bioenergetics مفهوم الطاقة الحيوية

إن تعقد حياة الكائنات الحية وتنظيم بناءها الداخلي يحتاج بالتأكيد إلى طاقة لإستمرايتها، حيث لغرض بناء جسم الخلية فإن جزيئات صغيرة تترتب وتتنظم لتشكيل جزيئات كبيرة Macromolecules.

تُعرف الطاقة فيزيائياً بأنها المقدرة على إنجاز شغل أو لإحداث تغيير. وهناك عدة أشكال من تلك الطاقة، فهناك الطاقة الميكانيكية Mechanical energy والطاقة الضوئية Light energy والطاقة الكهربائية Electrical energy والطاقة الحرارية Heat energy وثمة شكلاً آخر من أشكال الطاقة ألا وهو طاقة الرابطة الكيميائية Chemical-bond energy وهي الطاقة المخزونة في الروابط التي تربط الذرات مع بعضها. ويمكن أن تتحول الطاقة من شكل لآخر فعلى سبيل المثال فإن الطاقة الكهربائية تتحول إلى طاقة ضوئية تبدو بشكل مصباح مضيء، كما أن الزيت يتحول إلى طاقة كهربائية في مصنع الطاقة (المحولات الكهربائية). والنبات الأخضر يقوم بتحويل الطاقة الضوئية الآتية من الشمس إلى طاقة كيميائية مخزونة في روابط المواد الغذائية المصنعة.

وحسب مفاهيم علم الفيزياء فإن الشغل عبارة عن إزاحة أي جسم ضد قوى مضادة، وبالتالي فإن الشغل ماهو إلا حاصل القوة والمسافة المزاحة.

$$w = f \Delta l$$

w الشغل　　Δl المسافة المزاحة

f القوة

وفي علم الأحياء فإن الشُغل يُستغل في مفهوم أوسع لوصف الإزاحة ضد أي قوى

تواجه الأشياء الحية أو التي تولدها مثل القوى الميكانيكية أو الكهربائية أو الأزموزية أو حتى الجهد الكيميائي.

ويمكن إيجاز بعض قوانين الفيزياء الخاصة بالطاقة:

١- القانون الأول للديناميكا الحرارية The First Law of Thermodynamics

ينص هذا القانون على أن الطاقة لاتُخلق ولاتستهلك لكنها تتحول من شكل لآخر. وفي علم الأحياء فإن أوراق النبات الأخضر تمتص الطاقة الضوئية من محيطها بطريقتين، كإشعاع ساقط مباشر Direct incident irradiation من الشمس وكإشعاع تحت الأحمر Infrared irradiation من المحيط. وبعض الطاقة الممتصة من قبل الورقة تُشع ثانية إلى البيئة كإشعاع تحت أحمر وحرارة، بينما بعض الطاقة الممتصة تُخزن كنواتج بناء ضوئي أو تغيرات في درجات حرارة الورقة.

ويمكن كتابة المعادلة بالشكل الآتي:

الطاقة الكلية الممتصة بواسطة الورقة = الطاقة المنبعثة من الورقة + الطاقة المخزونة من قبل الورقة

ومن الجدير بالملاحظة بأن الطاقة الممتصة بواسطة الورقة قد تحولت، وبقت الطاقة الإجمالية ذاتها حسب قانون الديناميكا الحرارية الأول. ويمكن صياغة القانون الأول فيزيائياً:

$$\Delta U = \Delta Q + \Delta W$$

صافي الطاقة المصروفة في النظام بشكل حرارة ΔU أو شغل

كمية الحرارة الممتصة بواسطة النظام ΔQ

الشغل المنجز في النظام ΔW

وفي علم بيولوجيا النبات هناك عدة مصادر للطاقة مثل التحولات الضوئية والكيميائية ومجموعة من الأفعال والوظائف التي تشمل الأشغال الميكانيكية والأزموزية والكهربائية والكيميائية. ويمكن القول بأن الطاقة في عالم الأحياء هو بمثابة المال وأهميته في الاقتصاد وهي الوسيلة التي بواسطتها تقوم المواد الحية بتوفير الخدمات النافعة. ويوصف كل نوع من الطاقة بواسطة عامل حجم أو سعة Size factor وعامل جهد Potential factor.

جدول (٧-١)

أنواع الطاقة وعامل الجهد وعامل السعة لكل نوع

نوع الطاقة	عامل جهد	عامل سعة
ميكانيكية	ضغط	حجم
كهربائية	جهد كهربائي	شحنة
كيميائية	جهد كيميائي	كتلة
أزموزية	تركيز	كتلة
حرارية	درجة الحرارة	انتروبيا entropy (مقياس للطاقة)

وكما هو معروف في علم الفيزياء فإن الشغل هو حاصل عاملين وهما عامل القوة وهو بمثابة عامل جهد ويكون بمعزل عن حجم النظام وعامل المسافة وهو عامل السعة والذي يتناسب طردياً مع حجم النظام. وفي علم الكيمياء الحيوية فإن الطاقة والشُغل يُعبر عنهما بالسعرات Calories (وتعرف السعره بأنها مقدار الحرارة اللازمة لرفع درجة حرارة جرام واحد من الماء درجة مئوية واحدة).

٢- **القانون الثاني للديناميكا الحرارية** The Second Law of Thermodynamics

ينص هذا القانون على أن أي انتقال أو تحول للطاقة من شأنه أن يزيد من الإنتروبيا Entropy في الكون (الإنتروبيا عبارة عن مقياس كمي للعشوائية حيث تزداد قيمتها بزيادة العشوائية) وهذا يعني أنه عندما يتحول أي شكل من أشكال الطاقة إلى شكل آخر، فإن بعض الطاقة النافع يُفقد كحرارة وعليه فإن الطاقة لايمكن أن تُدَوَّرْ Energy cannot be recycled. والطاقة لاتفنى ولكن يمكن أن تفقد شيئاً من قيمتها أثناء التحولات. فعند حرق البنزين فإن ذلك يساعد في حركة السيارة والحرارة التي تعطيها عملية الاحتراق لم تعد مفيدة ولايمكن أن تقوم بأية مهمة، والشيء نفسه ينطبق في حركة العضلات أو أي نوع من الأفعال الحيوية في عالم الأحياء. ويتضمن هذا القانون

فقط العمليات التي تُنقص كمية الطاقة النافعة التي توجد بشكل طبيعي أو تلقائي. فالعشوائية تميل للزيادة دائماً في الكون، فعلى سبيل المثال فإن الغرفة التي يعيش بها المرء تميل أن تصبح غير منظمة Mess أو غير مرتبة Not neat والماء يميل للانسياب من أعلى التل إلى أسفله وبعد موت الكائن الحي فإنه يتفسخ وفي النهاية يتحلل. ولكن يمكن القول بأن وجود غرفة منظمة كنظام فيزيائي أو عضيات خلوية وتراكيب منظمة في الكائنات الحية كأنظمة أحيائية، يتضمن إدخال مستمر للطاقة. إن هذا الإدخال المستمر للطاقة ومايرافقه من فقدان جزء من تلك الطاقة أثناء التحولات أو لاستمرارية التنظيم يزيد من العشوائية. وبالرغم من بعض نقاط التشابه بين الأنظمة الحية وغير الحية حيث أنهما يقومان بإبعاد الحرارة، إلا أن الأنظمة الحية تقوم بأخذ الطاقة النافعة لغرض الحفاظ على التنظيم والتي تسمح لتلك الكائنات بالنمو وإستمرارية الحياة.

إن حياة الكائنات لاتُخالف قوانين الطاقة التي شُرحت سابقاً، ذلك أن كل شيء حي يمثل مخزن مؤقت لطاقة نافعة. وأن الطاقة النافعة هذه يمكن أن تُستغل من قبل كائن حي آخر للمحافظة على تنظيمه، وهكذا تسري الطاقة خلال المجتمعات الحية. وبحدوث عملية تحول الطاقة، فإن الطاقة المفيدة تُفقد للجو أو المحيط الخارجي بشكل حرارة حتى يتم استهلاك كافة الطاقة المفيدة لأن الطاقة لاتدور، وعليه هناك حاجة إلى مصدر أساسي للطاقة. وأن المصدر الذي يوفر الطاقة للأشياء الحية باستمرار هو الشمس. ومجمل الكون يميل باتجاه العشوائية ولكن في الوقت نفسه فإن الطاقة الشمسية تُبقي الأشياء الحية وتساندها. وتقوم النباتات الخضر والطحالب بالاستفادة من الطاقة الشمسية لعمل الغذاء العضوي الذي يصبح فيما بعد غذاء لكافة الكائنات الحية.

المركبات الغنية بالطاقة High-Energy Compounds

تتميز بعض المركبات باحتوائها على واحدة أو أكثر من روابط عالية الطاقة. وهذه الروابط عند تحللها مائياً تُطلق قدراً كبيراً من الطاقة الحرة. ويرمز لهذه الروابط بالرمز ~ . ويمكن التفريق بين الرابطة عالية الطاقة والرابطة منخفضة الطاقة على أساس مقدار التغير في الطاقة الحرة ΔF. فيكون مقدار التغير في الطاقة في حالة الرابطة منخفضة الطاقة من -١ إلى -٥ كيلو سعرة/جزيء جرامي. أما إذا كانت الرابطة عالية الطاقة فيكون التغير في الطاقة بين -٧ إلى -٨ كيلو سعرة/جزيء جرامي أو أكثر

من ذلك. فمثلاً تعد روابط ATP عالية الطاقة لأنه عند تحلل ATP في المعمل عند pH (٧) ودرجة ٢٥° م فإن مقدار التغير في الطاقة الحرة -٣ر٧ كيلو سعرة/جزيء جرامي، وقد وُجد حديثاً في دراسات داخل الخلايا In vivo أن مقدار التغير يصل إلى - ١٢ كيلو سعرة/جزيء جرامي.

والمركبات الغنية بالطاقة ليست جزيئات عجيبة مشحونة بطاقة زائدة غامضة وإنما هي ببساطة جزيئات ذات بناء تركيبي وتوزيع الكتروني خاصين يسمحان بإطلاق طاقة عالية عند تحللها مما يجعلها صالحة لتزويد العمليات الكيموحيوية بالطاقة.

$$A - P \sim P \sim P + H_2O \longrightarrow A - P \sim P + HO(P)$$

فرق الطاقة = - ٧٣٠٠ سعره أو - ٧,٣ كيلو سعره $(\Delta F = - 7300 \text{ cal})$

وتحوي الأجهزة الخلوية على مواد عديدة غنية بالطاقة تُطلق عند مشاركتها في التفاعلات الأيضية طاقة حرة يمكن توجيهها لدفع التفاعلات المتطلبة للطاقة. وهذه المركبات أساساً مركبات فوسفاتية في صورة إسترات فوسفاتية مثل ادينوسين ثلاثي الفوسفات ATP وقد تكون مشتقات لمركبات كبريتية معقدة مثل استل المرافق الإنزيمي أ Acetyl-CoA. وعلى الرغم من كثرة المواد الغنية بالطاقة فإن لأنواع عامة من التراكيب الكيمياوية خصائص من شأنها الإسهام في زيادة تغيير الطاقة الحرة ΔF لتحلل رابطة معينة وهي أساس غنى هذه المركبات بالطاقة. إذ في كثير من المركبات الغنية بالطاقة توجد رابطة في طراز Anhydride.

```
 O        O
 ||       ||
-C — O ~ C-
```

↓ anhydride type

أو هذا النوع من الروابط يوجد في المواد الأيضية بين مجموعتين فوسفات

```
 O        O
 ||       ||
-P — O ~ P - OH
 |        |
 OH       OH
```

أو بين مجموعة فوسفات وكربونيل Carbonyl

$$-\overset{\overset{\displaystyle O}{\|}}{C}-O\sim\underset{\underset{\displaystyle OH}{|}}{\overset{\overset{\displaystyle O}{\|}}{P}}-OH$$

أو بين مجموعة فوسفات واينول حامضي

$$-\overset{\overset{\displaystyle CH_2}{\|}}{C}-O\sim\underset{\underset{\displaystyle OH}{|}}{\overset{\overset{\displaystyle O}{\|}}{P}}-OH$$

كما يمكن أن يرتبط الفسفور ارتباطاً مباشراً بالنيتروجين، كما في فوسفات الأرجينين Arginine phosphate

$$-\overset{\overset{\displaystyle NH}{\|}}{C}-N\sim\underset{\underset{\displaystyle OH}{|}}{\overset{\overset{\displaystyle O}{\|}}{P}}-OH$$

وفي مركبات أيضية أخرى يحل الكبريت محل الفسفور مثل رابطة Acyl sulfhydride bond التي توجد في مشتقات المرافق الإنزيمي أ

$$-\overset{\overset{\displaystyle O}{\|}}{C}\sim S-$$

ولعل أحد الأسباب التي جعلت الفوسفات مهيأة لدورها السائد في المركبات الغنية بالطاقة هو استقرار المشتقات الفوسفاتية في الوسط الأحيائي (الماء). كما أنها سهلة التغير من الناحية الديناميكية الحرارية. وتنطلق منها عادة طاقة عالية ويرجع سبب ذلك كون النواتج المباشرة لتحلل هذه المركبات هو تعرضها مباشرة لتفاعلات تلقائية ثانوية تجعلها أكثر استقراراً من الناحية الديناميكية الحرارية إذا ماقورنت بالمواد المتفاعلة.

أدينوسين ثلاثي الفوسفات Adenosine Triphosphate (ATP)

وهو المادة الغنية بالطاقة في الخلايا الحية، فعندما تحتاج الخلايا طاقة فإنها تُحلِّل ATP

$$ATP \underset{}{\overset{\text{إنزيم}}{\rightleftharpoons}} ADP + Pi + \text{طاقة}$$

وهذا المركب عبارة عن نيكليوتيد مؤلف من قاعدة الأدينين وسكر الرايبوز مع ثلاث مجاميع فوسفاتية. ويحوي ATP كمية من الطاقة تقدر بـ ٧ر٣ كيلو سعره/جزيء جرامي.

(راجع الفصل السادس لملاحظة التركيب الكيمياوي $A - P \sim P \sim P$)

وإن الخط المتموج بين مجاميع الفوسفات إنما تدل على طاقة الجهد العالية لتلك الروابط. وحقيقة الأمر أن محتوى الطاقة العالية لـ ATP لايكمن في رابطة الفوسفات بل أنها متأتية من التداخل المعقد للذرات ضمن الجزيء. وأن استعمال الخط المتعرج إنما هو للتبسيط والملاءمة. وتتجلى أهمية ATP كحامل طاقة متكون من مختلف الأنشطة الحيوية من خلال المعطيات الآتية:

١- تُحجز الطاقة بطريقة خطوة - خطوة وهذا من شأنه أن يمنع ضياع الطاقة وهذه الطاقة المحجوزة كافية لتكوين أدينوسين ثلاثي الفوسفات ATP.

٢- إنها تمنح طاقة متاحة والتي يمكن استعمالها في أنواع مختلفة من التفاعلات.

٣- وحينما يتحول ATP إلى ADP و Pi فإن كمية الطاقة المتحررة كافية ومناسبة للأغراض الأحيائية.

ويقوم ATP بعدد من الوظائف أهمها:

١- شغل كيمياوي: لتوفير طاقة مطلوبة لبناء جزيئات كبيرة.

٢- شغل النقل: لتوفير طاقة مطلوبة لضخ مواد عبر الغشاء البلازمي.

٣- شغل ميكانيكي: لتوفير طاقة مطلوبة لعمليات ميكانيكية مثل ضربات الأسواط والأهداب وحركة الصبغيات (الكروموسومات) ... إلخ.

وإن كافة الكائنات الحية سواءً كانت بدائية النواة أو حقيقية النواة تستعمل ATP وهذا إنما يدل على وحدة خلق الكائنات ووحدة الكائنات كيميائياً.

تكوين ATP:

هناك طريقتان لتكوين ATP:

أ - فسفرة على مستوى مادة التفاعل

Substrate-Level Phosphorylation

وهذه تحصل في السايتوسول. وخلال هذه العملية فإن المادة عالية الطاقة تنقل

مجموعة فوسفات إلى ADP لتكوين ATP

$$R - P + ADP \longrightarrow R + ATP$$

فحينما تُهدم الجزيئات الكبرى فإن مقادير صغيرة من الطاقة التي تحملها توجه نحو إنشاء روابط لعدة مركبات مختلفة غنية بالطاقة. وهذه المركبات هي مركبات وسطية والتي يمكنها أن تتفاعل بطريقة مباشرة أو غير مباشرة مع ADP ناقلاً مجموعة الفوسفات عالية الطاقة P ~ ومكوناً ATP. فعلى سبيل المثال: من المركبات الوسطية لهدم الكربوهيدرات حامض ١، ٣ ثنائي فوسفوجليسريك الغني بالطاقة والذي يتحول في وجود إنزيم Phosphoglycerate kinase إلى حامض الفوسفوجليسريك وتنتقل الفوسفات من مادة التفاعل إلى ADP لتكوين ATP الغني بالطاقة كما هو موضح أدناه:

$$\begin{array}{ll} 3 & CH_2O(P) \\ & \vert \\ 2 & CHOH \; + \; ADP \\ & \vert \\ 1 & O=C-O \sim P \end{array} \quad \underset{}{\overset{\text{الإنزيم}}{\rightleftharpoons}} \quad \begin{array}{l} CH_2O(P) \\ \vert \\ CHOH \\ \vert \\ COOH \end{array} \quad + \quad ATP$$

١، ٣ ثنائي فوسفوجليسريك — 1,3 bisphosphoglyceric acid

٣- حامض الفوسفوجليسريك — 3-phosphosphoglyceric acid (3- PGA)

وهكذا تتم الفسفرة ويتكون ATP على مستوى نقل الطاقة في صورة P ~ من مادة متفاعلة. ولاتتطلب هذه العملية وجود الأكسجين خلافاً لعملية الفسفرة التأكسدية. إن هذه الطريقة لتكوين ATP ليست الطريقة الأساسية وإنما هناك طرق من خلالها يتكون معظم ATP.

ب - نظام النقل الالكتروني Electron Transport System

إن معظم ATP يتكون إما في المايتوكوندريا أو في البلاستيدات الخضر، ويكون ذلك أثناء انتقال الالكترونات في نظام السايتوكروم الموجود في أغشية تلك العضيات، ويمكن تقسيم عمليات تكوين ATP حسب هذه الطريقة إلى عمليتين:

١- الفسفرة البنائية الضوئية Photophosphorylation

هذه العملية مقصورة على النباتات الخضر والطحالب حيث تتحول الطاقة الضوئية الممتصة إلى طاقة رابطة فوسفاتية في صورة جزيئات ATP. حيث تقوم

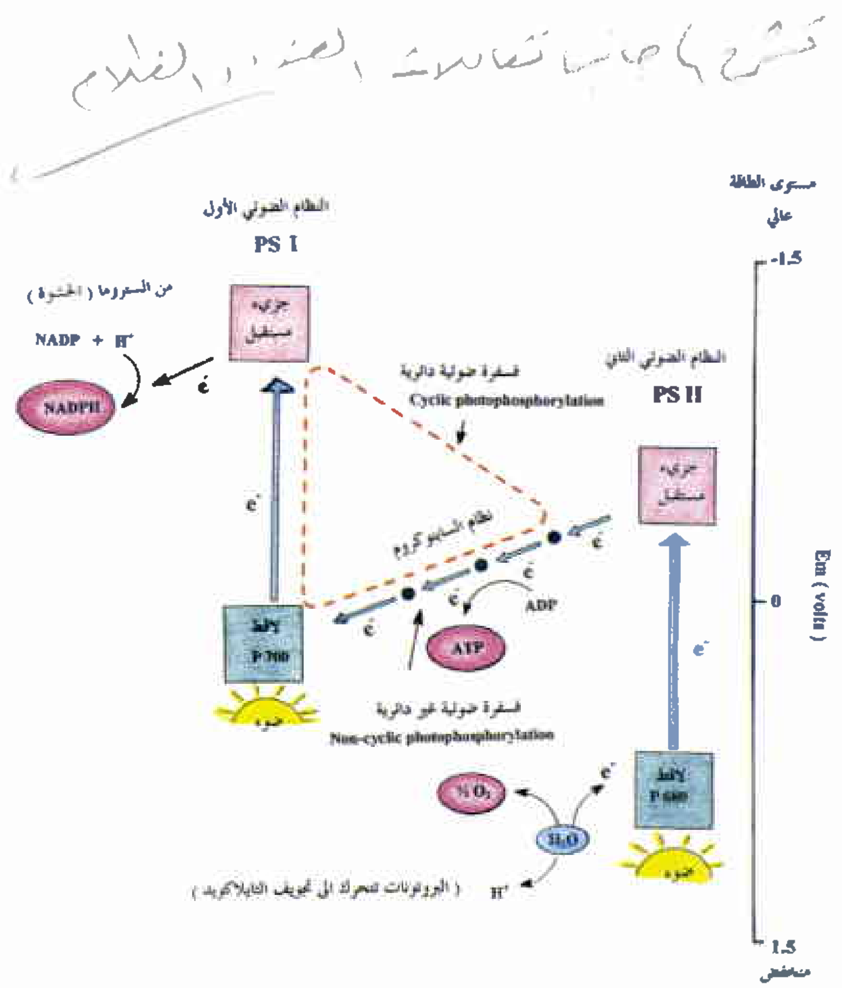
الأنظمة الضوئية Photosystems الموجودة في أغشية الثايلاكويد Thylakoid (راجع الفصل الثاني) بامتصاص الطاقة الشمسية وبالتالي تنطلق الالكترونات المحملة بالطاقة من جزيئات الكلوروفيل إلى جزيئات معينة ومنها إلى سلسلة لنقل الإلكترون (مجموعة من مركبات مرتبطة بأغشية الثايلاكويد وبعض تلك المركبات ماهي إلا سايتوكرومات Cytochromes، وعليه يُطلق على هذا النظام أحياناً بنظام السايتوكروم (Cytochrome system). وتدخل في هذه السلسلة الكترونات ذات طاقة عالية وتغادرها الكترونات منخفضة الطاقة ومن خلال مرور تلك الالكترونات من جزيء سايتوكروم إلى آخر تصبح الطاقة متاحة لتكوين ATP حيث تنتقل هذه الالكترونات من مستوى طاقة عالٍ إلى مستوى طاقة منخفض (شكل ٧-٢). وتستخدم طاقة جزيئات ATP في بناء المركبات الخلوية ذات الجزيئات الكبيرة مثل الكربوهيدرات والدهون والبروتينات التي هي مصدر طاقة كامنة تنطلق في مراحلٍ متعددة أثناء هدم هذه المركبات والتي تُستغل من جديد في أسترة الفوسفات غير العضوية في وجود أدينوسين ثنائي الفوسفات Adenosine diphosphate (ADP) لتكوين ATP. وتُستغل طاقة ATP في شتى أنواع النشاط الحيوي بالخلية في بناء ونمو وحركة ... إلخ. وتعد الفسفرة الضوئية الحلقة الأولى في تحول الطاقة الضوئية إلى طاقة كيموحيوية.

٢- الفسفرة التأكسدية Oxidative Phosphorylation

تعمل الخلية بطريقة مماثلة لما يجري في المحرك عند حرق الوقود داخله حيث تُطلق الطاقة بمقادير صغيرة ذلك أن إطلاقها دفعة واحدة في صورة انفجار ربما يدمر المحرك ويُسفر عن تبديد معظم الطاقة. وعليه فإن إطلاق الطاقة الأيضية المخزونة في جزيئات المركبات المعقدة يكون على مراحل عدة محولة إياها إلى طاقة روابط فوسفاتية بجزيئات ATP.

بواسطة عمليات الأكسدة في التحلل السكري Glycolysis ودورة كريبس Krebs cycle التي تجري على المركبات الغنية بالطاقة تُنقل الالكترونات والبروتونات إلى المرافقات الإنزيمية NAD^+ (Nicotinamide Adenine Dinucleotide) أو FAD (Flavin Adenine Dinucleotide) ثم تقوم تلك المرافقات الإنزيمية بنقل الالكترونات إلى نظام النقل الالكتروني Electron Transport System الموجود في كرستات (أعراف) المايتوكوندريا Cristae of Mitochondria. وبعض المركبات الحاملة للالكترونات في ذلك النظام عبارة عن جزيئات سايتوكروم. ويمكن توضيح ذلك في شكل ٧-٣، حيث تدفع

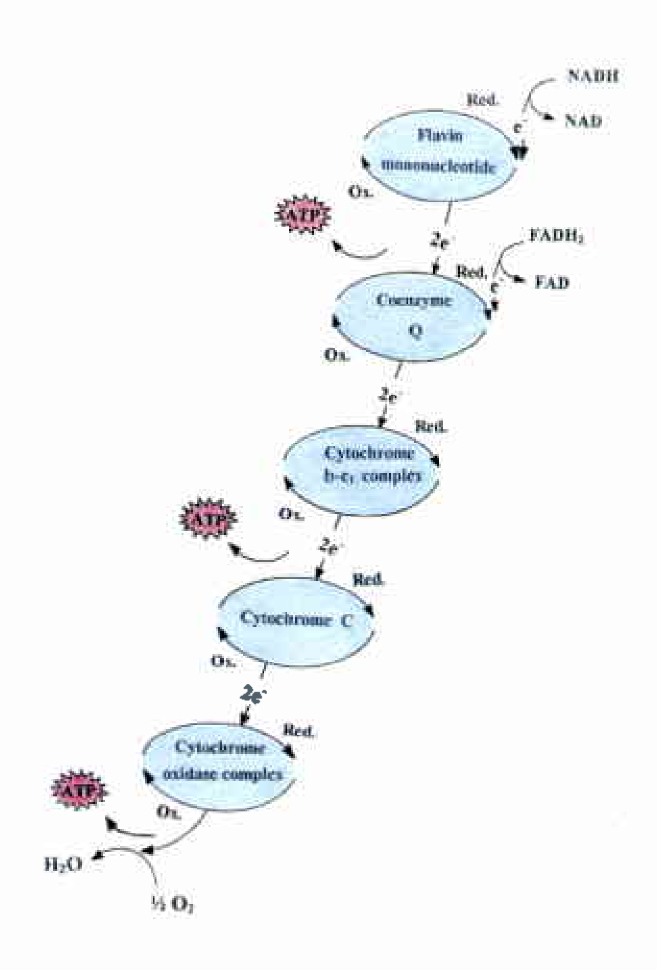
الالكترونات عالية الطاقة من أعلى النظام وتغادرها من أسفل النظام بعد أن تصبح منخفضة الطاقة. وبمرور زوج من الالكترونات من مركب حامل لآخر تحدث عملية أكسدة وأن الطاقة المتحررة تُستغل لتكوين جزيئات ATP في مواقع مختلفة. وهذه العملية تسمى الفسفرة التأكسدية لأن الأكسجين هو المستقبل النهائي لإلكترونات مصروفة الطاقة Energy-Spent من آخر المركبات غير أنه أثناء مرور الالكترونات في النظام فإن عملية فسفرة تحصل من خلال فرق الطاقة بين المركبات الناقلة للالكترونات لتكوين ATP.



شكل (٧-٢)

الفسفرة الضوئية وتكوين ATP والقوة الاختزالية NADPH وتحرير الأكسجين خلال تفاعلات الضوء في عملية البناء الضوئي

(Mader, 1998)



شكل (٧-٣)

نظام النقل الالكتروني في كرستات المايتوكوندريا وبناء ATP وتكوين الماء في عملية الأكسدة النهائية
(Mader, 1998)

والسؤال الذي يطرح نفسه ماهي أنواع المرافقات الإنزيمية التي تستقبل الالكترونات والبروتونات من مادة التفاعل وكيف تتم عملية تكوين جزيئات ATP خلال انتقال تلك الالكترونات في نظام النقل الالكتروني. هناك ثلاثة أنواع أساسية من تلك المرافقات الإنزيمية:

١- Nicotinamide Adenine Dinucleotide NAD^+

وهو مركب يحمل الكترونات وذرات هيدروجين

$$NAD^+ + [2e^- + 2H^+] \longrightarrow NADH + H^+$$

وتعمل هذه في الغالب بالارتباط مع إنزيمات تسمى نازعة الهيدروجين Dehydrogenases.

وتقوم هذه الإنزيمات بإزالة ذرتين هيدروجين $[2e^- + 2H^+]$ من مادة التفاعل.

جزيء مختزل + NAD^+ ⟵ $NADH + H^+$ + جزيء مؤكسد

طاقة متحررة

وهذا النوع من التفاعلات هو تفاعلات تحللية (تأكسدية) حيث تتحرر الطاقة. ولكن جزءاً منها يبقى مع الالكترون كي يكون مركبات مستقبلة للهيدروجين عالية الطاقة. وهذه المستقبلات متصلة بنظام النقل الالكتروني Electron Transport System حيث تدخل الالكترونات عالية الطاقة إلى نظام مؤلف من مجموعة من مستقبلات الكترونية وتغادرها بشكل الكترونات منخفضة الطاقة. وفي كل مرة يُنقل الكترون تحصل عملية أكسدة وتتحرر طاقة وتلك الطاقة بالنهاية تستعمل لإنتاج ATP. ومناقشة كيفية تكوين ATP والنظريات الحديثة بهذا الخصوص في مجال التنفس والبناء الضوئي ستكون في الفصلين التاسع والعاشر.

٢- Nicotinamide Adenine Dinucleotide Phosphate $NADP^+$

وهذا المركب يشبه NAD^+ لكنه يحوي مجموعة فوسفات إضافية وهو يحمل الكترونات وأيون هيدروجين

$$NADP^+ + [2e^- + 2H^+] \longrightarrow NADPH + H^+$$

ويتكون NADPH أساساً في عملية البناء الضوئي ومن تفاعلات مسار فوسفات السكر الخماسي Pentose phosphtate pathway والذي يُستعمل فيما بعد في عمليات البناء الاختزالي Reductive synthesis.

جزيء مؤكسد + $[NADPH + H^+]$ ⟵ جزيء مختزل + $NADP^+$

وكيفية تكوين NADPH ستناقش لاحقاً عند مناقشة عملية البناء الضوئي ومسار فوسفات السكر الخماسي. غير أنه من الجدير بالذكر بأن دور NADPH لايقتصر على البناء الاختزالي فحسب بل يمكن الحصول على طاقة من الكتروناته أيضاً، حيث أن إنزيم NAD(P)H-dehydrogenase يواجه السايتوسول على الجانب الخارجي من الغشاء الداخلي للمايتوكوندريا وبمقدوره أن يؤكسد NADPH.

$$NAD^+ + [NADPH + H^+] \xrightarrow[\text{dehydrogenase}]{\text{NAD(P)H}} [NADH + H^+] + NADP^+$$

وبالتالي يمكن أن يرتبط NADH مع نظام النقل الالكتروني لإنتاج ATP، وعليه فإن NADPH الناتج من مسار فوسفات السكر الخماسي يمكن أن يساهم في طاقة الأيض الخلوي.

٣- Flavin Adenine Dinucleotide FAD

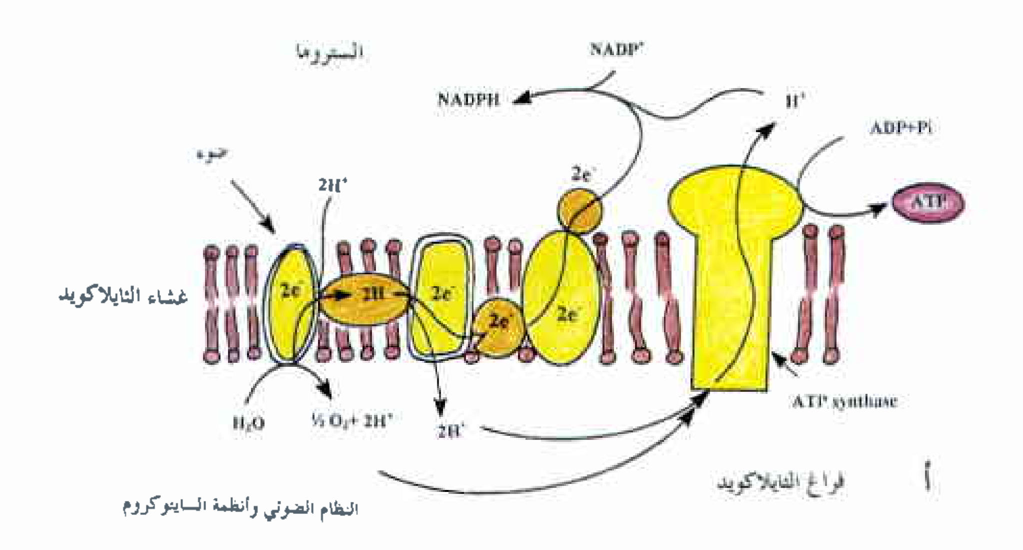
وهو مرافق إنزيمي لإنزيم Succinate dehydrogenase والذي يرتبط مع المرافق الإنزيمي Q (Coenzyme Q) والذي يساهم هو الآخر في إنتاج ATP خلال عملية النقل الالكتروني (الشكل ٧-٣).

الفرضية الكيموازموزية Chemiosmotic Hypothesis

أقترحت هذه الفرضية من قبل بيتر ميتشل Peter Mitchell في بدايات الستينيات من القرن العشرين الميلادي وعليها حصل على جائزة نوبل في عام ١٩٧٨م. وقد فسَّر تكوين ATP في المايتوكوندريا والبلاستيدات الخضر على أسس جديدة. وتتلخص هذه الفرضية بأنه توجد في تلك العضيات مركبات حاملة للالكترونات والتي ينحصر وجودها في الأغشية، وأن البروتونات H^+ تميل للتجمع في جانب واحد من الغشاء أثناء انتقال الالكترونات عبر نظام النقل الالكتروني حيث تقوم بعض تلك المركبات الحاملة بضخ تلك البروتونات. وهذا من شأنه أن يُنشيء تدرج كهروكيميائي عبر الغشاء وهذا التدرج يسمى بالقوة المحركة البروتونية Proton-motive force والذي يمكن أن يُستغل لإنتاج أدينوسين ثلاثي الفوسفات. وثمة تراكيب تسمى معقدات ATP Synthase تمتد عبر الغشاء. ويحوي كل معقد من تلك المعقدات قناة بروتينية تسمح بتدفق البروتونات مع

التدرج الكهروكيميائي. ويمنح تدفق البروتونات طاقة لإنزيم ATP Synthase لإنتاج ATP من ADP + Pi (شكل ٧-٤). وبالرغم من عدم وضوح كيفية استثمار انحدار التيار البروتوني لبناء أدينوسين ثلاثي الفوسفات، لكن يمكن أن تساهم البروتونات مباشرة في تسهيل تفاعل الفوسفات غير العضوية مع أدينوسين ثنائي الفوسفات ADP، أو أن البروتونات قد تحدث تغير ما في شكل المعقد ATP Synthase لتسهيل عملية الفسفرة.

وتسمى هذه العملية الفسفرة الكيموأزموزية Chemiosmotic phosphorylation ذلك لأن أحداثها كيميائية وأزموزية (دفع البروتونات عبر الأغشية) والتي تعمل سوية لبناء ATP. وقد تأكد عمل هذه الفرضية بتجارب حديثة. لقد قام Andre Jagendorf وزملائه في عام ١٩٦٦م بتجربة على بلاستيدات معزولة حيث وضعت في وسط حامضي عند pH (٤) مما يؤدي إلى اندفاع البروتونات من الوسط الحامضي إلى تلك البلاستيدات وهذا يقود إلى انخفاض الرقم الهيدروجيني (pH) من (٧) إلى (٤). وعند نقل تلك البلاستيدات إلى وسط قاعدي عند pH (٨) فإن اندفاع البروتونات من البلاستيدات إلى الوسط إذا تزامن مع وجود أدينوسين ثنائي الفوسفات والفوسفات فإن ذلك من شأنه أن يكوِّن ATP. وتستمر هذه العملية حتى توقف اندفاع البروتونات إلى الوسط واستقرار الرقم الهيدروجيني pH للنظام عند (٨). وهذه التجارب قد أجريت في الظلام حيث جاءت لتبرهن على صحة فرضية بيتر ميتشل الذي أكد على أهمية الاندفاع البروتوني لغرض بناء أدينوسين ثلاثي الفوسفات بمعزل عن نظام النقل الالكتروني الذي يعمل في الضوء.



الغشاء الخارجي

الغشاء الداخلي

فراغ بين الغشائين

ATP

NAD+ NADH

O_2

دورة كربس

ب

H_2O

ATP synthase

ADP+Pi

H^+

أستل المرافق الأنزيمي أ ← بايروفات

نظام السايتوكروم في المايتوكوندريا

شكل (٧-٤)

النظرية الكيموأزموزية لتفسير تكوين ATP في:

(أ) البلاستيدات الخضر

(ب) المايتوكوندريا

الفصل الثامن

الإنزيمات
Enzymes

تجري داخل الخلايا الحية الكثير من التفاعلات الكيمياوية والتي تشمل عمليات البناء مثل بناء السكريات والنشا والسليلوز والبروتينات والمواد الدهنية وغيرها، كما تشمل أيضاً عمليات تحلل الكثير من تلك المواد. وهذه التفاعلات لايمكن أن تحصل عند درجات الحرارة العادية داخل تلك الخلايا لولا وجود مواد عضوية خاصة يقوم البروتوبلازم ببنائها ألا وهي الإنزيمات Enzymes. والإنزيمات عوامل مساعدة عضوية وهي جزيئات بروتينية كروية Globular protein molecules، التي لاتذوب في الماء أو محاليل الأملاح المتعادلة. وهذه الإنزيمات تعجل التفاعلات الكيميائية وترتبط مع مواد التفاعل ولكنها في النهاية تخرج من التفاعل دون أن تتغير خصائصها الفيزيائية والكيميائية. وفي عام ١٨٧٨م أطلق Willy Kühne على تلك العوامل المساعدة أو المحفزات الأحيائية إسم الإنزيمات وهي مشتقة من أصل يوناني ومعناها «في الخميرة» "En Zym"، وبعد ذلك أُستعمل اللفظ ليشمل كافة الإنزيمات على اختلاف مصادرها وصفاتها.

طاقة التنشيط Energy of Activation

المعروف أن الجزيئات لاتتفاعل، غالباً، مع بعضها البعض حتى تُنشط بطريقة ما. ففي المختبر فإن التنشيط، غالباً يُنجز بالتسخين لوسط التفاعل لزيادة عدد الاصطدامات الفعالة بين الجزيئات. والطاقة الواجب تسليطها لجعل الجزيئات تتفاعل مع بعضها البعض تسمى بطاقة التنشيط Energy of activation. فعلى سبيل المثال فإن التحلل المائي لبروتين الكازين Casein (بروتين موجود في اللبن) يحتاج طاقة تنشيط ٢٠٦٠٠ كيلو سعرة/جزيء جرامي بغياب الإنزيم. ولكن بوجود الإنزيم فإن طاقة التنشيط تهبط إلى ١٢٦٠٠ كيلو سعرة/جزيء جرامي. والإنزيمات تقوم بخفض طاقة التنشيط وذلك بتشكيل معقد الإنزيم – مادة التفاعل (Enzyme-Substrate complex):

$$E + S \longrightarrow ES \longrightarrow E + P$$

الإنزيم + مادة التفاعل ⟵ معقد الإنزيم - مادة التفاعل ⟵ النواتج + الإنزيم

لاحظ (شكل ٨-١)

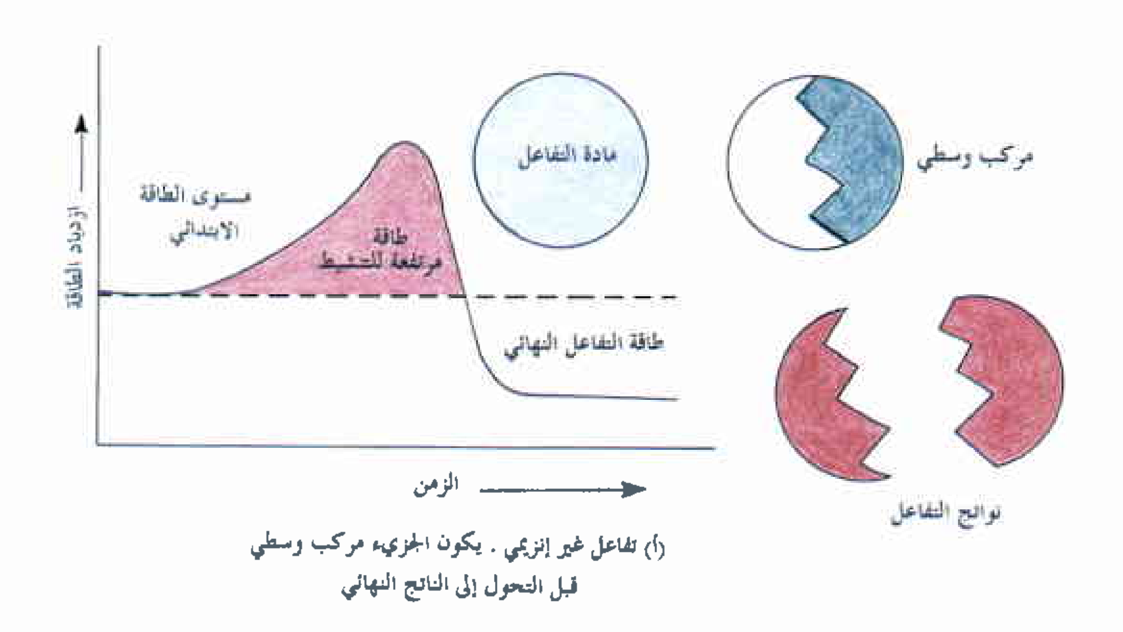
وفي معظم الحالات فإن جزءاً بسيطاً من الإنزيم يسمى الموقع الفعال Active site يرتبط مع مادة التفاعل (شكل ٨-٢)، وهذا الارتباط يشبه علاقة القفل والمفتاح، وبات معروفاً بأن الموقع الفعال قد يعاني من التغير الطفيف في شكله لملاءمة المواد المتفاعلة بشكل تام، ويكون ذلك عند حدوث الارتباط بين الإنزيم ومادة التفاعل (شكل ٨-٣). وأن التغير في شكل الموقع الفعال يسهل حدوث وإنجاز التفاعل، حيث يعتقد بأن تخفيض طاقة التنشيط يكون عن طريق تكوين معقد الإنزيم - مادة التفاعل الذي يشد روابط مادة التفاعل. وبعد إنجاز التفاعل فإن النواتج تتحرر ويعود الموقع الفعال إلى حالته الأصلية. وتحتاج الخلية إلى كميات قليلة من الإنزيمات لإنجاز التفاعلات الحيوية لأن تلك الإنزيمات تستعمل بتكرار.

خصائص الإنزيمات Properties of Enzymes

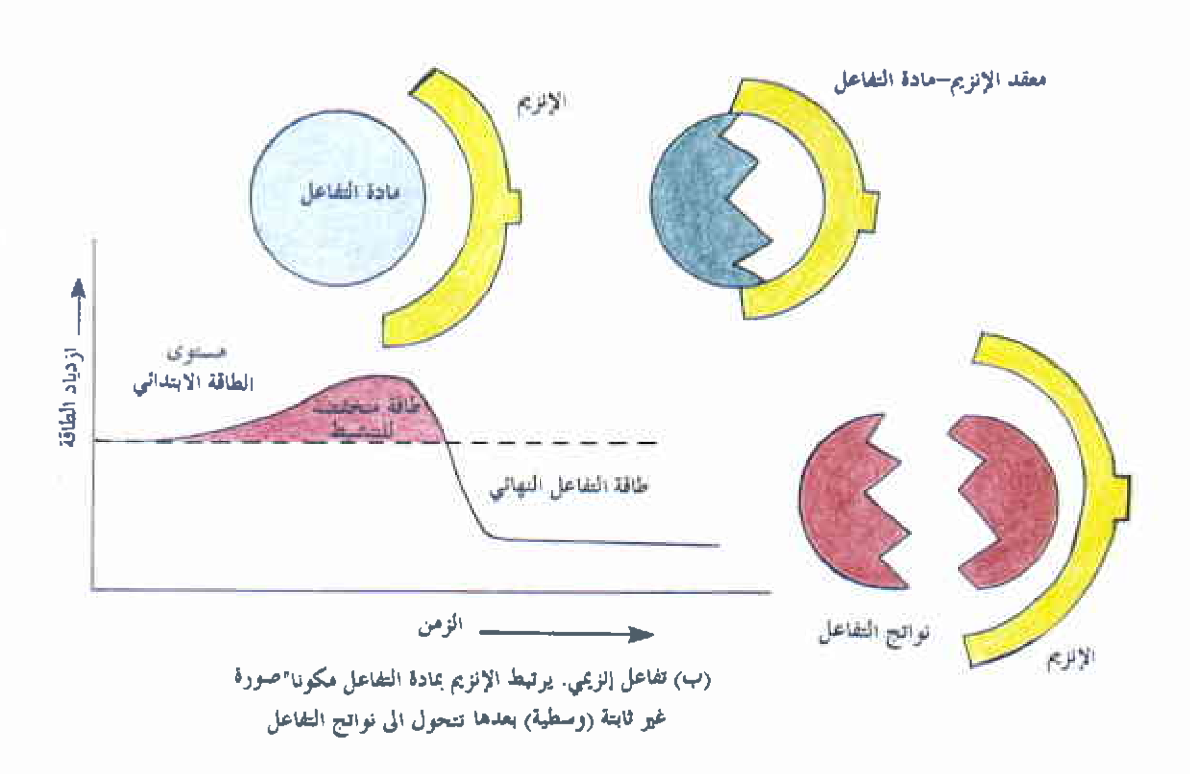
تختلف الإنزيمات في عدد من الصفات عن العوامل المساعدة غير العضوية نذكر منها:

١- تعمل الإنزيمات بالمقارنة مع العوامل المساعدة غير العضوية بسرعة عالية وفي ظروف عادية لاتختلف عن وسط التفاعل. فمثلاً يتم تحلل البروتينات مائياً في وجود العوامل المساعدة غير العضوية كالأحماض والقواعد القوية عند درجة ١٠٠° م فأكثر على مدى عدة ساعات، بينما تتم هذه العملية في وجود الإنزيمات في عدة دقائق وفي درجات الحرارة العادية. ويلزم التحلل المائي للنشا وجود العوامل المساعدة غير العضوية عند درجة الغليان لفترة طويلة، بينما تتم هذه العملية في وجود الإنزيم تحت درجة حرارة الغرفة في خلال دقائق. ومن المعروف أن أيونات الحديد تعمل على الإسراع من تحلل بيروكسيد الهيدروجين H_2O_2 إلى الأكسجين والماء، غير أن وجود ذرات الحديد ضمن تركيب إنزيم الكاتاليز Catalase تعمل على الإسراع في تفكك H_2O_2 بسرعة فائقة عن الحديد بمفرده.

$$2\,H_2O_2 \xrightarrow{\text{Catalase}} 2\,H_2O + O_2$$



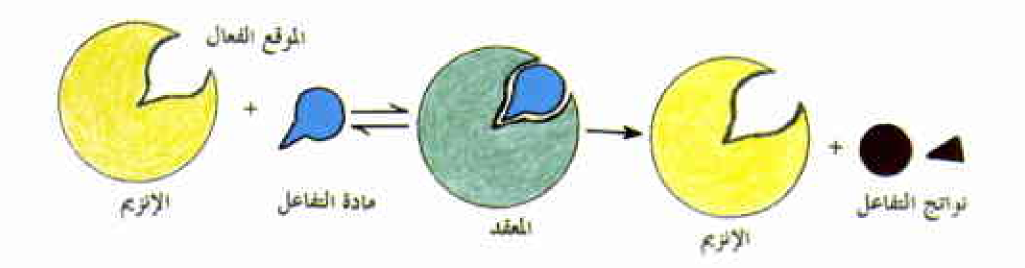
(أ) تفاعل غير إنزيمي . يكون الجزيء مركب وسطي
قبل التحول إلى الناتج النهائي



(ب) تفاعل إنزيمي. يرتبط الإنزيم بمادة التفاعل مكونا"صورة
غير ثابتة (وسطية) بعدها تتحول الى نواتج التفاعل

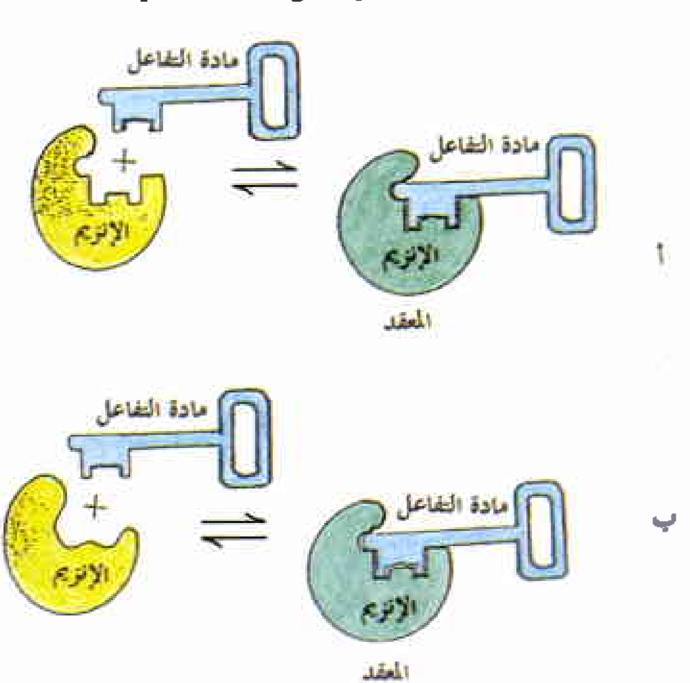
شكل (٨-١)

شكل تخطيطي يوضح تأثير عدم وجود الإنزيم (أ) ووجود الإنزيم (ب) على طاقة التنشيط



شكل (٨-٢)

شكل تخطيطي يوضح التفاعل الإنزيمي



شكل (٨-٣)

نموذج القفل والمفتاح Lock-and-key model (أ) ونموذج الملاءمة المستحثة Induced-fit model (ب) لتوضيح علاقة الإنزيم مع مادة التفاعل لتشكيل معقد الإنزيم - مادة التفاعل

٢- تتميز الإنزيمات بالطبيعة البروتينية فهي لذلك تختلف عن العوامل المساعدة غير العضوية بعدم الثبات الحراري واعتماد النشاط Activity على وسط التفاعل ويتوقف نشاطها على تركيز أيون الهيدروجين pH ووجود المنشطات والمثبطات وغير ذلك. ومن الجدير بالذكر بأنه في السنوات القليلة الماضية اكتشف بعض العلماء أن هناك مواد عضوية غير بروتينية يمكن أن تكون عوامل مساعدة في الخلية. فقد توصل Tom Cech (١٩٨١) وزملائه بأن هناك مواد معينة من RNA (بشكل RNA أو معقدات من RNA وبروتين) في كائن من الطلائعيات Protista (*Tetrahymena*) يمكن أن تقوم بالدور الذي تقوم به الإنزيمات في عمليات تعديل RNA (RNA Processing) لكنها غير بروتينية، وحصلوا نتيجة عملهم هذا على جائزة نوبل في عام ١٩٨٩.

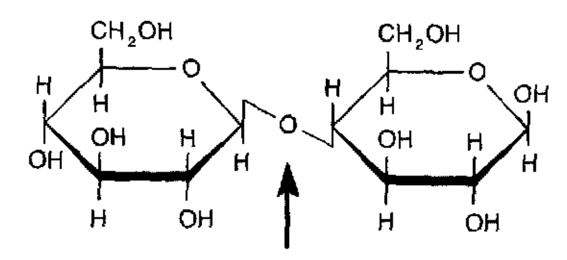
٣- تقوم الإنزيمات بتعجيل التفاعلات العكسية أو غير العكسية حتى الوصول إلى حالة الاتزان. وفي عدم وجود الإنزيم فإن تلك التفاعلات تحدث ببطء شديد تجاه الاتزان. أما العوامل المساعدة العادية فإنها غير معنية بحالة الاتزان بالرغم من أنها تسرع في إتمام التفاعلات التي تحفزها.

٤- التخصص: Specificity: تتميز الإنزيمات بتخصص عالي جداً في التأثير على التفاعلات الكيميائية، وهذا الأمر لايلاحظ في حالة العوامل المساعدة غير العضوية حيث يقوم كل إنزيم بتعجيل تفاعل كيميائي واحد أو لمجموعة من التفاعلات من نوع واحد. ويعد ذلك من الصفات البارزة للإنزيمات ويمكن تفسيره علي أساس تطابق التركيب البنائي الفراغي للمادة المتفاعلة والمراكز الفعالة. وهناك عدة أنواع من التخصص:

أ - تخصص مطلق Absolute Specificity: الإنزيمات ذات التخصص المطلق تساعد تفاعلاً خاصاً فمثلاً إنزيم المالتيز Maltase يساعد على تحلل رابطة الفاجلوكوسايد α-glucoside وليس بيتا جلوكوسايد β-glucoside.

رابطة (1 ، 4) ألفا – جلوكوسايد

(1, 4)α - Glucoside linkage



رابطة (1 ، 4) بيتا – جلوكوسايد

(1, 4)β - Glucoside linkage

ومثال آخر إنزيم Urease الذي يعمل على تحلل اليوريا Urea وليست المركبات الشبيهة بها مثل الثيويوريا Thiourea والميثيل يوريا Methyl urea والبيوريت Biuret.

$$H_2N-\overset{\overset{O}{\parallel}}{C}-NH_2 + H_2O \xrightarrow{Urease} CO_2 + 2\,NH_3$$

$$H_2N-\overset{\overset{O}{\parallel}}{C}-NH.CH_3 \;,\; H_2N-\overset{\overset{S}{\parallel}}{C}-NH_2 \;,\; H_2N-\overset{\overset{O}{\parallel}}{C}-NH-\overset{\overset{O}{\parallel}}{C}-NH_2$$

Methyl urea Thiourea Biuret

ب - تخصص كيمو فراغي Stereochemical Specificity: في هذه الحالة فإن معظم الإنزيمات تبدي درجة عالية من التخصص حول توزيع الذرات في مادة التفاعل. ومثال ذلك إنزيم Lactic dehydrogenase الذي يعمل على تحلل L-lactic acid وليس بصورة D-lactic acid.

L-lactic acid	D-lactic acid
COOH | HO - C - H | CH_3	COOH | H - C - OH | CH_3
L-lactic acid	D-lactic acid
حامض لاكتيك - يساري	حامض لاكتيك - يميني

ج - تخصص مجموعة Group Specificity: هذه الإنزيمات تسرع التفاعلات لجزيئات المواد التي لها المجموعة التخصصية نفسها. فعلى سبيل المثال فإن إنزيم البيبسين Pepsin (وهو من إنزيمات Peptidases) الذي يعمل على تحلل رابطة البيبتيد Peptide المجاورة لكل الأحماض الأمينية الحلقية وكذلك المجاورة للحامض الأميني ليوسين Leucine. وإنزيم التربسين Trypsin يحلل الرابطة المجاورة للحامضين الأمينيين ارجينين Arginine و لايسين Lysine وغيرها. وبعض الإنزيمات ذات تخصص مجموعي عال فمثلاً إنزيم كيموتربسين Chemotrypsin يفكك رابطة البيبتيد التي تساهم في تكوينها الأحماض الأمينية الحلقية مثل حامض فينايل ألانين Phenylalanine والتايروسين Tyrosine وتربتوفان Tryptophane. وأيضاً إنزيم كاربوكسيبيبتيديز Carboxypeptidase يفكك رابطة البيبتيد المجاورة لمجموعة كاربوكسيلية (-COOH) وإنزيم امينو بيبتيديز Aminopeptidase يفكك الرابطة المجاورة لمجموعة أمينية ($-NH_2$) وهكذا.

د - تخصص رابطة Linkage Specificity: تعد هذه المجموعة من الإنزيمات الأقل تخصصاً حيث أنها تؤثر على رابطة كيميائية معينة بغض النظر عن نوع المركبات المساهمة في هذه الرابطة. فعلى سبيل المثال إنزيم اللايبيز Lipase يعمل على تحلل رابطة الإستر Ester linkage مهما كان نوع الكحول والحامض الدهني المكون لهذه الرابطة.

$$
\begin{array}{l}
CH_2-O-\overset{O}{\overset{\|}{C}}-R_1 \\
| \\
CH-O-\overset{O}{\overset{\|}{C}}-R_2 \\
| \\
CH_2-O-\overset{O}{\overset{\|}{C}}-R_3
\end{array}
\xrightarrow[3\,H_2O]{Lipase}
\begin{array}{l}
CH_2OH \\
| \\
CHOH \\
| \\
CH_2OH
\end{array}
+
\begin{array}{c}
R_1\,COOH \\
+ \\
R_2\,COOH \\
+ \\
R_3\,COOH
\end{array}
$$

٣ جزيئات ماء

Triglycerides
ثلاثي جليسرايد

Glycerol
جليسرول

3 Molecules of fatty acids
٣ جزيئات أحماض دهنية

الطبيعة الكيميائية للإنزيمات Chemical Nature of Enzymes

حاول العلماء لفترة طويلة لعزل الإنزيمات بصورة نقية لدراسة تركيبها الكيميائي. وقد قام الباحث Oppenheimer (١٩٢٥) بوصف الإنزيمات دون أن ينسبها إلى أي مجموعة كيميائية. غير أنه في عام ١٩٢٦ نجح James Sumner الحائز على جائزة نوبل في عزل إنزيم Urease بصورة بلورية نقية من بعض الأنسجة النباتية حيث أوضح أنها ذات طبيعة بروتينية. ومنذ ذلك الحين تتابعت عمليات عزل وتنقية الإنزيمات كما تأكدت طبيعتها البروتينية. وقد لوحظ أن الإنزيمات قابلة للذوبان في الماء وفي المحاليل المخففة الملحية والكحولية، وأنها تترسب من محاليلها المائية بإضافة الأملاح أو حامض البكريك Picric acid وحامض الفوسفوتنجستيك Phosphotungstic acid . وعند دراسة التركيب الكيميائي للإنزيمات بعد استخلاصها وتنقيتها تبين أنها عبارة عن نوعين رئيسيين:

أ - البروتينات البسيطة: Simple proteins مثل إنزيم الأميليز Amylase الذي يحلل النشا. ويتألف هذا النوع من الإنزيمات من أحماض أمينية فقط.

ب - البروتينات المقترنة: Conjugated proteins وهذه تكون مرتبطة مع مركبات غير بروتينية. وعليه يكون تركيب هذا النوع من الإنزيمات بالشكل الآتي:

١- الجزء البروتيني ويسمى الإنزيم المجرد Apoenzyme

٢- الجزء غير البروتيني: يحتاج العديد من الإنزيمات عوامل مساعدة غير بروتينية لتسهيل عملها. وتسمى تلك العوامل عوامل مساعدة Cofactors. وقد تكون هذه العوامل وثيقة الصلة بالإنزيم حيث ترتبط مع الموقع الفعال بقوة أو أنها غير وثيقة الارتباط بالإنزيم ومادة التفاعل. وهناك نوعان من العوامل:

(أ) عضوي Organic: وهذا الجزء يؤدي دوراً مهماً في تنشيط عمل الإنزيمات. وقد يكون غير وثيق الاتصال بالإنزيم ويسمى المرافق الإنزيمي Coenzyme مثل NAD^+ و FAD. وقد يكون وثيق الاتصال بالإنزيم ويسمى المجموعة الإضافية Prosthetic group. ومجموعة الهيم Heme للهيموجلوبين مثال جيد للمجموعة الإضافية الوثيقة الصلة. وغالباً ماتكون المرافقات الإنزيمية والمجاميع الإضافية مكونات عضوية ذات علاقة بالفيتامينات. ومن أمثلة تلك المكونات العضوية:

NAD: Nicotinamide Adenine Dinucleotide
NADP: Nicotinamide Adenine Dinucleotide Phosphate
ATP: Adenosine Triphosphate
CoA: Coenzyme A
TPP: Thiamine Pyrophosphate
FMN: Flavine Mononucleotide
FAD: Flavine Dinucleotide

(شكل ٨-٤)

(ب) لاعضوي Inorganic: وهو عامل مساعد لاعضوي قد يكون بشكل مجموعة إضافية وثيقة الاتصال بالجزء البروتيني ولايمكن فصلها بسهولة عن الإنزيم ووجودها أساسي لعمل الإنزيم، حيث أن فصل هذا الجزء من الإنزيم ينجم عنه الفقد الكامل للنشاط الإنزيمي. ويدعى هذا الجزء في هذه الحالة بالمنشط Activator ويسمى حالياً بالمرافق غير العضوي Inorganic cofactor. ويعتقد الكثير من العلماء بأن المكون المعدني يساعد في ربط مادة التفاعل مع إنزيمها الخاص عند الموقع الفعال. ومن العناصر التي لها دور بهذا الخصوص: النحاس، الحديد، المنغنيز، الزنك، الكالسيوم، البوتاسيوم والكوبالت.

آلية عمل الإنزيم Mechanism of Enzyme Action

عند تحول مادة ما تلقائياً إلى مادة أخرى بغياب الإنزيم ونقارن ذلك بوجود الإنزيم، نلاحظ كيفية خفض طاقة التنشيط لدرجة كبيرة في وجود الإنزيم (شكل ٨-١). وهذه الحالة مهمة جداً للتعجيل بتكوين نواتج التفاعل. غير أن جميع التفاعلات العادية تحتاج إلى طاقة تنشيط Activation لمادة التفاعل قبل التحول إلى نواتج التفاعل. ويكون معدل التفاعل محدداً بتكوين المركب الوسطي Intermediate Compound الذي يحتاج إلى طاقة تنشيط عالية كي يتكون وقد يكون ذلك عن طريق إمداد التفاعل بالطاقة (الحرارة).

شكل (٨-٤)

التراكيب الكيمياوية لبعض المرافقات الإنزيمية

وبزيادة درجة الحرارة تحصل أعداد كبيرة من مواد التفاعل على قدر كافٍ من طاقة التنشيط لتكوين المركب الوسطي الذي يتحول تلقائياً إلى نواتج التفاعل.

أما في التفاعلات الإنزيمية فيرتبط الإنزيم بمادة التفاعل بطريقة تؤدي إلى تغير في تكوين أو تركيب مادة التفاعل لتصبح في الصورة الوسطية. وأن هذا المعقد (الإنزيم - مادة التفاعل) يحتاج إلى طاقة تنشيط أقل بالمقارنة مع طاقة التنشيط اللازمة في حالة وجود مادة التفاعل بمفردها بدون الإنزيم. وعليه يمكن القول بأن الإنزيم يقوم بتخفيض طاقة التنشيط اللازمة لمادة التفاعل، وبذلك يزيد من معدل تكوين الصور الوسطية المؤقتة الأمر الذي يؤدي إلى زيادة في ناتج التفاعل. فمثلاً تبلغ طاقة التنشيط الخاصة بتحليل فوق أكسيد الهيدروجين H_2O_2 ١٨٠٠٠ سعرة/جزيء جرامي في حالة عدم وجود الإنزيم Catalase، بينما تبلغ طاقة التنشيط في حالة وجود الإنزيم ٦٤٠٠ سعرة/جزيء جرامي فقط. ومن الجدير بالذكر أن خفض طاقة التنشيط يحدث لكل من التفاعلين العكسي والطردي، ومعنى ذلك أن الإنزيم يُسرع التفاعل للوصول إلى حالة الاتزان.

كذلك إذا كانت مادة التفاعل عبارة عن مادتين فإن الإنزيم يقوم بجمعهما مع بعض في توفيق هندسي على المواقع الفعالة Active sites الخاصة بالإنزيم. وهذه المواقع الفعالة لاتوجد إلا في الإنزيمات، حيث تتكون من ترتيبات فراغية Specific spatial arrangements من المجاميع المرتبطة التي تتكامل مع تكوين مادة التفاعل، فضلاً عن أنها تزيد من القدرة التحفزية للإنزيم زيادة كبيرة.

وهناك عدد من القوى التي يتضمنها ارتباط الإنزيم مع مادة التفاعل:

١- يتم الارتباط بين الإنزيم ومادة تفاعله عن طريق روابط هيدروجينية كتلك التي تنشأ بين ذرة هيدروجين ذات شحنة جزئية موجبة مع مجموعة هيدروكسيل ذات شحنة جزئية سالبة من مادة التفاعل.
٢- يكون الارتباط بين أي قوى قطبية مختلفة الشحنة بين جزيئات مادة التفاعل والإنزيم.
٣- يتم الارتباط بتكوين رابطة ثنائي الكبريتيد -S-S- التي تتكون بين مجموعتي Suifhydril إحداهما ترتبط بجزيء مادة التفاعل والأخرى ترتبط ببروتين الإنزيم.
٤- بالنسبة للإنزيمات التي تحوي على أحد أيونات المعادن، فقد يرتبط الأيون المعدني بمجموعة أو أخرى من مادة التفاعل فيتكون مركب مخلبي وسطي Chelated intermediate compound بين الإنزيم ومادة تفاعله.

٥- يمكن أن يقوم الإنزيم بجذب المواد المتفاعلة إلى سطحه بخاصية الامتزاز أو التجمع السطحي ذلك أن الإنزيم يمتاز بالطبيعة الغروانية وبذلك يصبح الاتصال بينها سهلاً ومن ثم تسهيل سير التفاعل، غير أن هذا الرأي أقل قبولاً من الآراء الأربعة الأخرى.

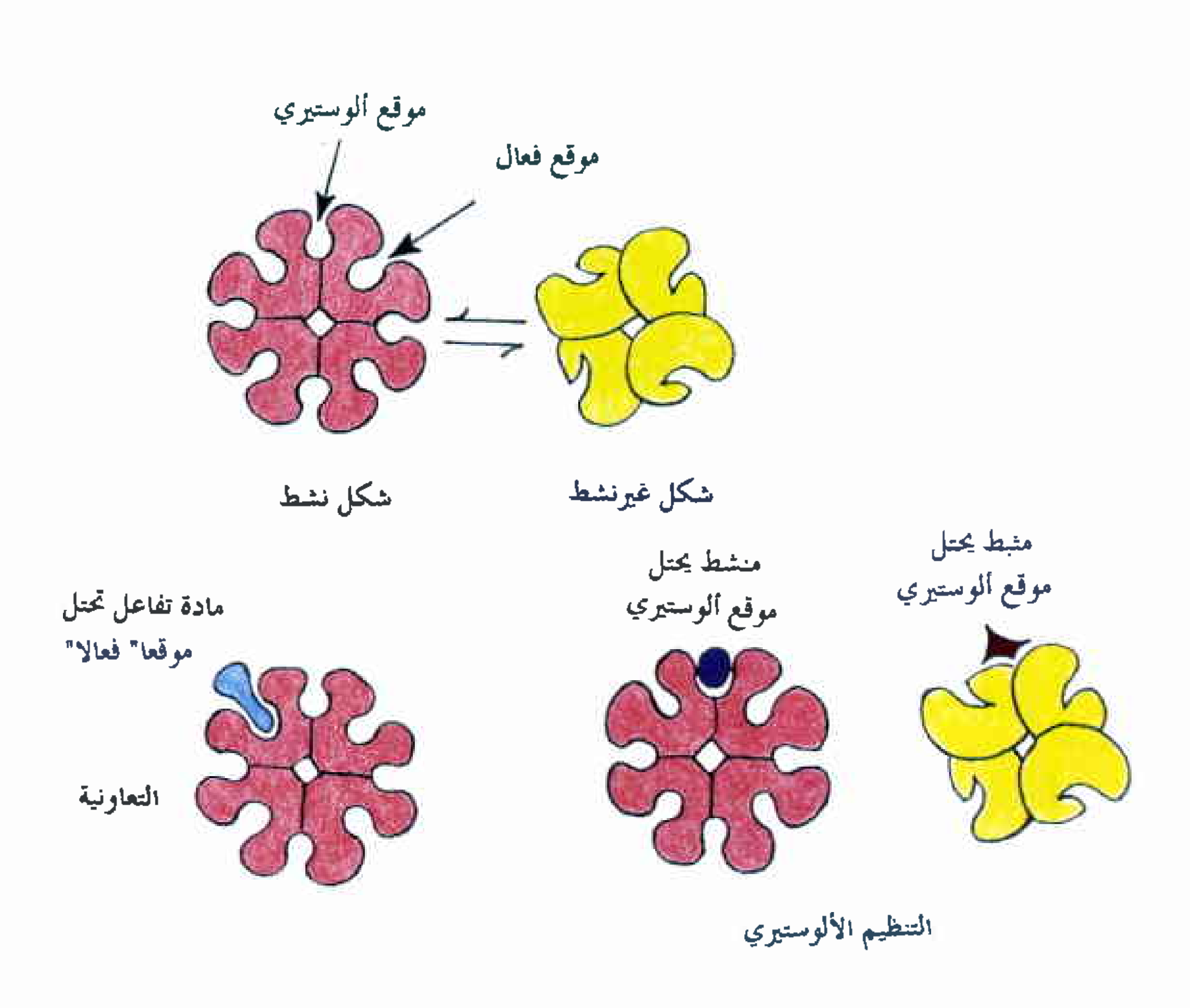
التنظيم الألّوستيري Allosteric Regulation

هناك مواقع أخرى غير المواقع الفعالة تسمى بالمواقع الألّوستيرية Allosteric sites حيث أن الجزيئات أو المركبات التي تؤثر في النشاط الإنزيمي ترتبط مع تلك المواقع. وهذه المواقع هي مواقع ارتباط خاصة على مكان ما من جزيء الإنزيم بعيداً عن الموقع الفعال. وأن معظم الإنزيمات مؤلفة من وحدات خاصة بروتينية مكونة من واحد أو أكثر من سلاسل عديد الببتيد تسمى وحدات ثانوية Subunits. ولكل وحدة ثانوية موقع فعال خاص بها كما توجد مواقعها الألّوستيرية التي تربط تلك الوحدات الثانوية (شكل٨-٥). ويتذبذب الإنزيم بين حالتين شكليتين Conformational states، فالشكل الأول نشط تفاعلياً. بينما الآخر غير نشط. ويقوم منشط ما عندما يرتبط بالموقع الألّوستيري بتثبيت الحالة النشطة تفاعلياً غير أن ارتباط مثبط ما بتثبيت الشكل غير الفعال للإنزيم. وأن ارتباط منشط ما أو مثبط ما في موقع الّوستيري معين من شأنه أن يؤثر في الشكل التفاعلي لكافة الوحدات الثانوية المشكلة للإنزيم. ومن الجدير بالذكر فإن المنظم الألّوستيري يتصل بالإنزيم بروابط ضعيفة ولذلك فإن نشاط الإنزيم يتغير أو يتباين من لحظة لأخرى استجابة لتباين تركيز المنظم. وفي بعض الحالات هناك تشابه بين المنشط والمثبط بحيث أنهما يتنافسان على الموقع الألّوستيري نفسه.

فعلى سبيل المثال هناك بعض إنزيمات التنفس ذات موقع الّوستيري بمقدوره استيعاب ATP وكذلك ADP لكن الإنزيم يُثبط بـ ATP ويتحفز بـ ADP. وهذه العلاقة تبدو منطقية لأن الوظيفة الرئيسية للأيض الهدمي هي لتوليد ATP من ADP. فإذا ماكان محتوى ATP قليلاً لاستعماله وتصريفه في الفعاليات الأيضية التي تحتاج ATP فإن تراكم ADP من شأنه أن ينشط الإنزيمات لتعجيل الأيض الهدمي لإنتاج ATP. وإذا كان ATP قد زاد عن الحاجة فإن عملية الأيض الهدمي تهبط بهذه الزيادة حيث يقوم بحجب الموقع الألّوستيري الخاص بإنتاجه.

كذلك هناك حالات تقوم المواد المتفاعلة نفسها بتحفيز القوة المساعدة للإنزيمات

في إنجاز التفاعلات المطلوبة. وهذا يعني أن مادة التفاعل تستحث التغير المرغوب في شكل الموقع الفعال. وإذا كان للإنزيم وحدتين ثانويتين أو أكثر فإن هذا التداخل مع جزيء واحد من مادة التفاعل من شأنه تشكيل التغير المرغوب في شكل الإنزيم لكافة الوحدات الثانوية لذلك الإنزيم وهذا مايدعى بالتعاونية Cooperativity حيث تتضخم استجابة الإنزيمات لمواد التفاعل وبالتالي فإن جزيء مادة التفاعل يستحث الإنزيم لقبول جزيئات مادة تفاعل إضافية (شكل ٨-٥).

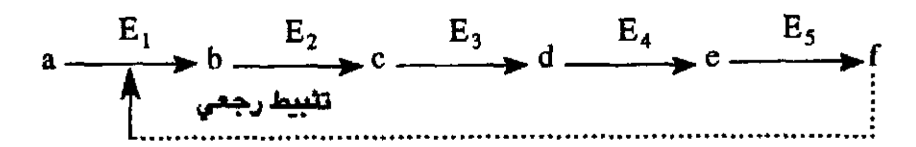


شكل (٨-٥)

التنظيم الألوستيري Allosteric regulation والتعاونية Cooperativity

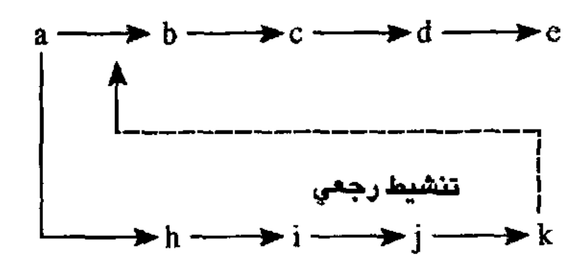
سيطرة التغذية الرجعية Feedback Control

يمكن تعريف سيطرة التغذية الرجعية على أنها تثبيط أو تحفيز إنزيم ما بواسطة أحد النواتج النهائية.



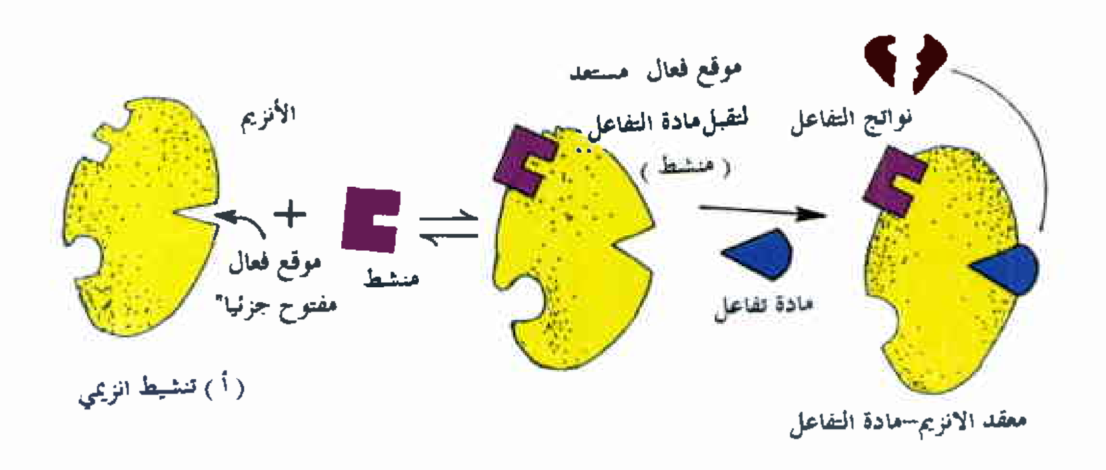
وبعد سلسلة من تلك العمليات الإنزيمية فإن الناتج f إذا زاد تركيزه عن حد معين يمكن أن يرتبط مع الإنزيم الأول لتثبيطه وإعاقة عمله وإيقاف هذه السلسلة من التفاعلات لتقليل تراكم الناتج f وبالتالي السيطرة على البناء الزائد لهذا المركب، ذلك أن بناء المركب f يكون وفق حاجات الخلية الأيضية. وإذا ماهبط مستوى المركب f فإن العملية تُستعاد ثانية حيث أن هناك كمية قليلة من المركب f ليس بمقدورها تثبيط الإنزيم E_1. وأحسن مثال على ذلك هو تكوين UMP (Uridine Monophosphate) مبتدئين من حامض الأسبارتيك Aspartic acid وفوسفات الكاربامايل Carbamyl phosphate وهذا المسار يحتاج خمسة إنزيمات. وأن الإنزيم الأول Aspartic transcarbamylase حساس لسيطرة التغذية الرجعية بفعل مادة UMP.

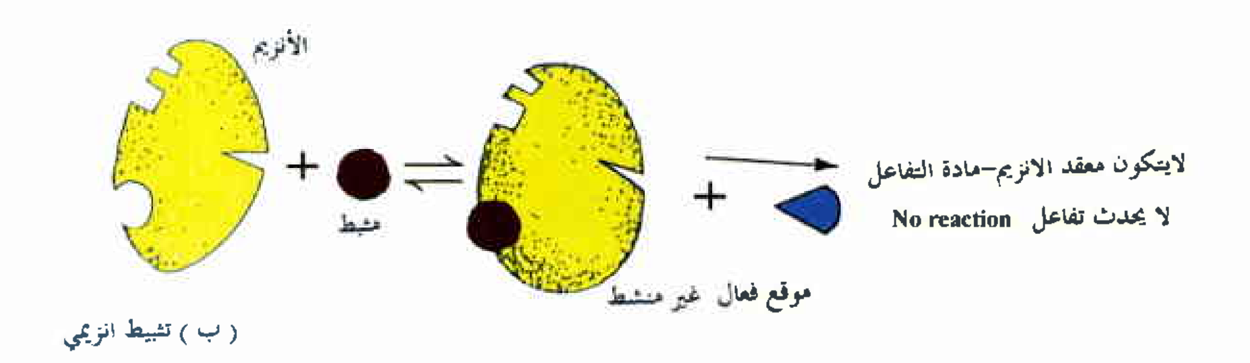
وثمة أمثلة أخرى مختلفة حيث تكون فيها عملية زيادة النشاط الإنزيمي بفعل الناتج الأيضي، يمكن أن نتخيل مركب ما a يتحول إنزيمياً إلى b في سلسلة من التفاعلات تؤدي إلى تكوين مركب e . وأن المركب a قد يتحول إلى سلسلة من مركبات تنتهي بالمركب k بفعل إنزيم منافس آخر. إن المستويات الخلوية لـ e و k تعتمد على الأنشطة النسبية للإنزيمات الأولى. فهنا نجد أن زيادة إنتاج k قد يُمنع وذلك بتنشيط الإنزيم المنافس الذي يشجع المسار الآخر وذلك بتحويل a إلى b باتجاه تكوين المركب e.



ومن الجدير ذكره أن الإنزيمات التي ترتبط وتستجيب سلباً أو إيجاباً لجزيئات

صغيرة مثل f أو k تسمى إنزيمات ألّوستيرية Allosteric enzymes. وأن الجزيئات الصغيرة التي ترتبط عكسياً مع المواقع الألّوستيرية تسمى مؤثرات ألّوستيرية Allosteric effectors. ويوضح الشكل (٨-٦) كيفية أن إنزيم مفرد ذو موقعين الوستيريين مختلفين يمكن أن يُنشَّط بمؤثر ما أو يثبط بمؤثر آخر. والمؤثرات الألّوستيرية المنشطة تهيىء شكل الإنزيم حتى يكون أكثر قبولاً للمادة المتفاعلة. وبات معروفاً أن هرمونات النبات يمكن أن تقوم كمؤثرات الّوستيرية لكن لم يثبت ذلك فعلياً.





شكل (٨-٦)

نموذج افتراضي يوضح كيفية تأثير منشط أو مثبط على معدل التفاعل للإنزيمات الألوستيرية

أ - تأثير منشط

ب - تأثير مثبط

وصف التفاعلات الإنزيمية باستخدام معادلة حركية بسيطة

A simple Kinetic Equation Describes an Enzyme-Catalyzed Reaction

تُظهر الأنظمة الإنزيمية نوعاً من الحركيات Kinetics الخاصة والتي تسمى حركيات ميكايلس - مينتن Michaelis-Menten kinetics والتي توصف بالعلاقة Hyperbolic بين سرعة التفاعل (υ) وتركيز مادة التفاعل [S] (شكل ٨-٧). وهذا النوع من الرسوم البيانية يُعرف بالعلاقة البيانية التشبعية Saturation plot عندما يصبح الإنزيم مشبعاً بمادة التفاعل، وبالنتيجة فإن معدل التفاعل يصبح مستقلاً عن تركيز مادة التفاعل.

$$E + S \xrightarrow{\text{بسرعة}} ES \xrightarrow{\text{ببطء}} E + P$$

مادة التفاعل S الإنزيم E

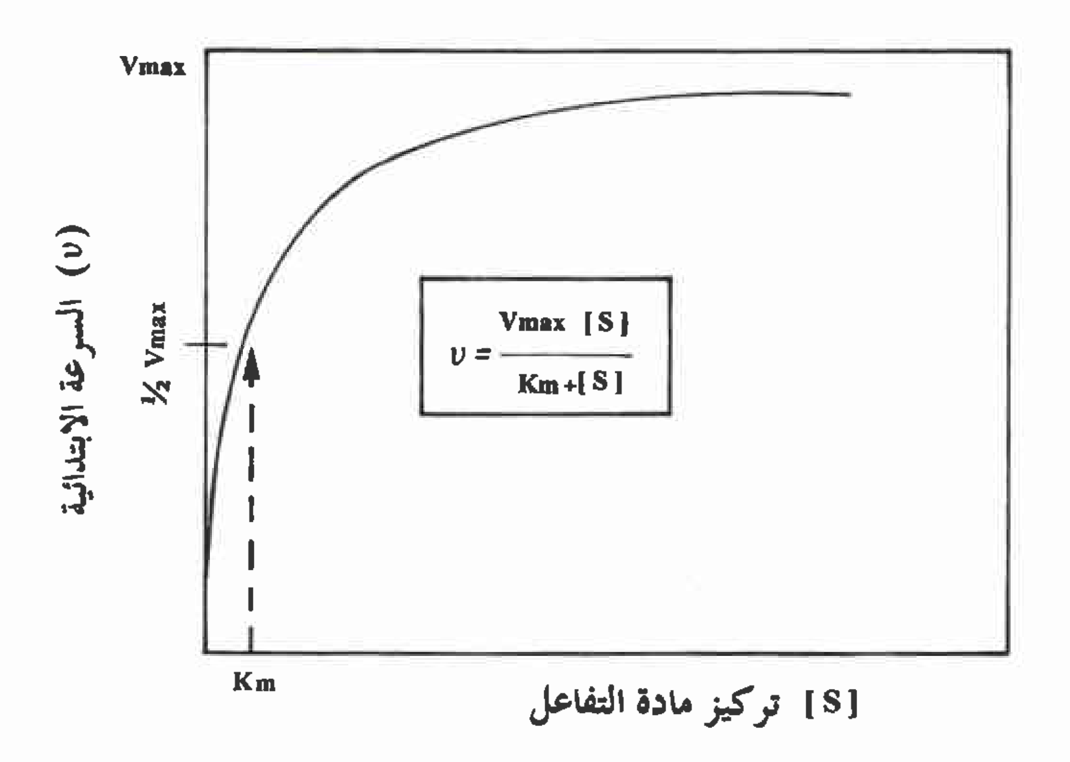
معقد مادة التفاعل - الإنزيم ES

الناتج P

وعليه، فبزيادة تركيز مادة التفاعل يمكن الوصول إلى النقطة التي عندها تكون كافة جزيئات الإنزيم بشكل المعقد ES بمعنى أن يكون الإنزيم مشبعاً بمادة التفاعل. وبما أن معدل التفاعل يعتمد على تركيز ES فإن هذا المعدل لايزداد أكثر لعدم زيادة تركيز المعقد ES.

وحينما يخلط الإنزيم مع كمية كبيرة من مادة التفاعل فيلاحظ هناك فترة قصيرة ابتدائية (عدة أجزاء من الألف من الثانية) خلالها تتكون تركيزات من معقد إنزيم - مادة التفاعل ES ومركبات وسطية إلى مستويات معينة، وهذا مايعرف بفترة الثبات التمهيدية Pre-steady-state وبعدها تبقى هذه ثابتة حتى انتهاء مواد التفاعل. وهذه الفترة تُعرف بحالة الثبات Steady state. ويمكن القول بأن حركيات الإنزيمات تقاس في الحالة العادية تحت ظروف الثبات والتي تكون سائدة في حالة الخلية الحية. وقد وصفت حركيات الإنزيمات لعدد كبير من التفاعلات الإنزيمية باستخدام معادلة: Henri - Michaelis - Menten equation التالية التي تنطبق على السرعة الابتدائية وشرط أن لايتغير تركيز مادة التفاعل [S] وكما يلي:

$$\upsilon = \frac{V_{max}\ [S]}{K_m + [S]}$$



شكل (٨-٧)

رسم بياني يوضح العلاقة بين تركيز مادة التفاعل [S] والسرعة الابتدائية (υ) للإنزيم

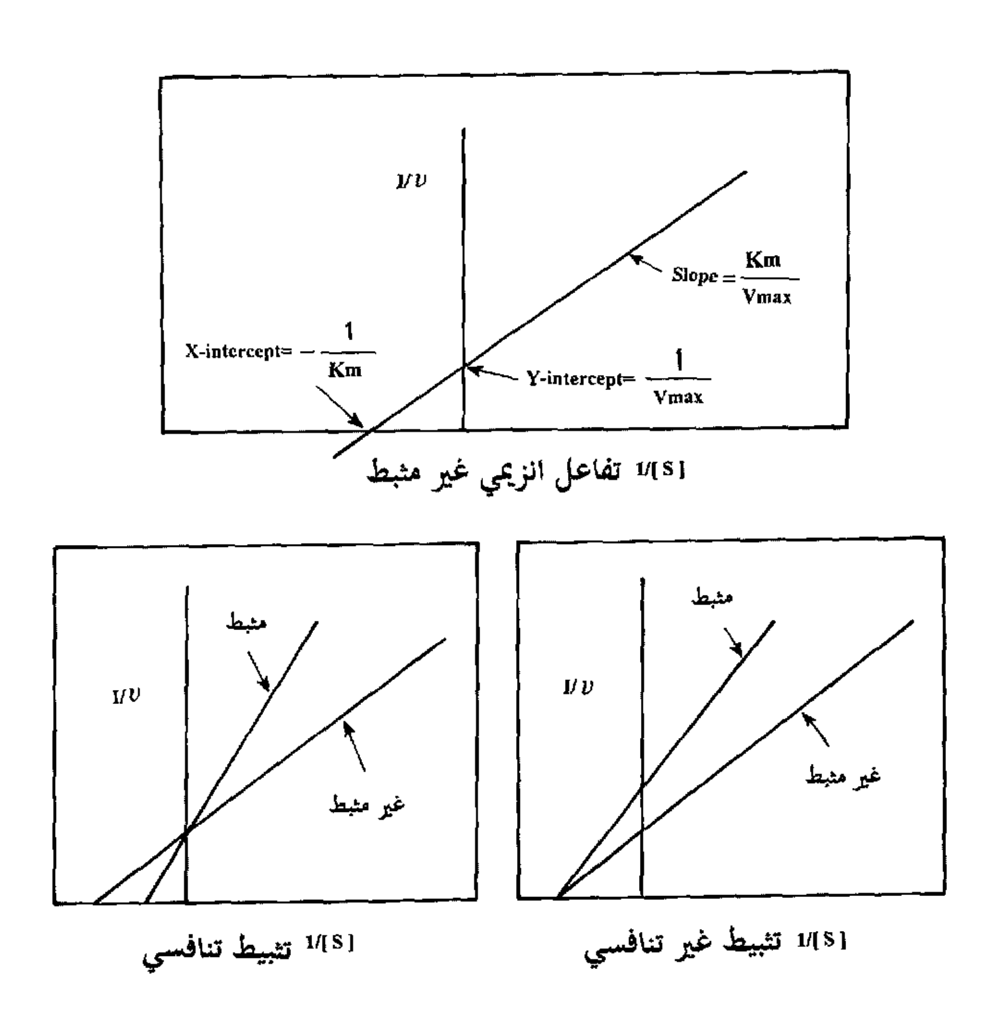
سرعة التفاعل الابتدائية moles/L/sec = υ

السرعة القصوى (عند تركيز غير محدود من مادة التفاعل) = V_{max}

(ثابت ميكايلس Michaelis constant) ويقاس بوحدات المولارية = K_m
وهو ثابت لكل نظام إنزيم - مادة التفاعل. ويمثل تركيز
مادة التفاعل لازمة لإنزيمات ذات نصف إشباع وعليه
فهو تركيز مادة التفاعل عند $\frac{V_{max}}{2}$

وقد وجد أنه في العديد من الأنظمة الخلوية فإن تركيز مادة التفاعل العادية تكون قريبة من K_m. وبات معروفاً بأن القيمة الصغرى من K_m تعني الارتباط الأقوى بين

الإنزيم ومادة التفاعل، وأن القيمة المثالية لـ K_m تكون بحدود ١٠^-٦ - ١٠^-٣ مولار. وفي الوقت الحاضر يمكن الحصول على المعايير V_{max} و K_m بسهولة وذلك بتطبيق البيانات التجريبية في معادلة Michaelis-Menten إما باستخدام الحاسوب أو باستعمال معادلة الخط المستقيم. ويوضح الشكل (٨-٨) معادلات خط مستقيم لمختلف الحالات العادية وتحت ظروف التثبيط التنافسي Competitive inhibition والتثبيط غير التنافسي Non-competitive inhibition والتي سيلي الحديث عنها.



شكل (٨-٨)

رسم بياني لوصف الحركيات الإنزيمية تحت الظروف العادية والتثبيطية باستعمال معادلات الخط المستقيم

حيث يُرسم $\frac{1}{[S]}$ مقابل $\frac{1}{\upsilon}$. ويسمى هذا النوع في الرسوم البيانية

Lineweaver - Burk-Double - Reciprocal Plots

العوامل المؤثرة في النشاط الإنزيمي

Factors Affecting Enzyme Activity

تؤثر العوامل الخارجية في التفاعلات التي تحفزها الإنزيمات. وقد دُرست تلك العوامل بشيء من التفصيل في المختبر وذلك بتحضير مستخلصات إنزيمية نقية ثم تخلط تلك المستخلصات مع مواد التفاعل تحت ظروف معينة. ولابد من التأكيد بأن التفاعلات الإنزيمية التي تحدث في الخلايا الحية تتأثر بظروف تختلف عن ظروف المختبر، خاصة وأن الظروف مجتمعة تؤثر داخل الخلية فضلاً عن التداخل في تأثيرها. ومع ذلك لابد وأن نأخذ فكرة عن تلك التأثيرات حيث من المحتمل أن تكون التأثيرات متشابهة من حيث الأسس العامة. ومن تلك التأثيرات:

١- تركيز الإنزيم Enzyme Concentration

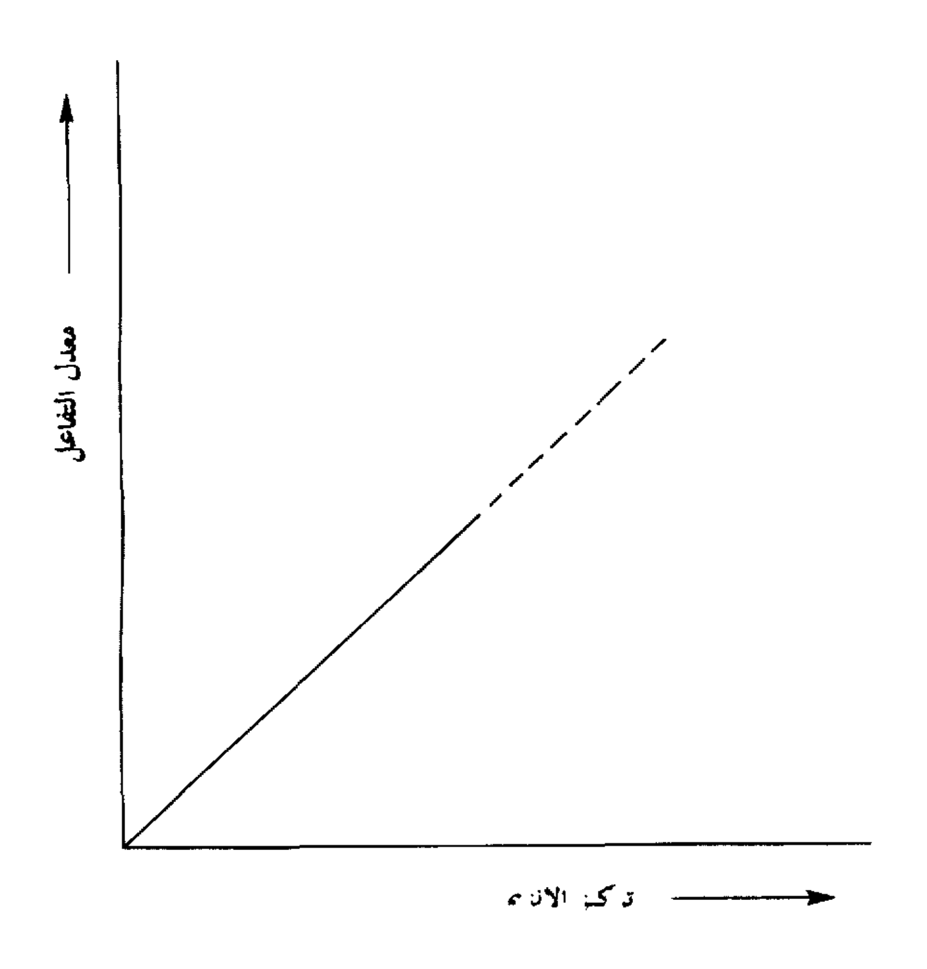
يزداد معدل التفاعل الإنزيمي زيادة خطية (طردية) بزيادة تركيز الإنزيم إلا في حالات شاذة وقليلة جداً. ويوضح الشكل (٨-٩) التأثير المثالي لتركيز الإنزيم في معدل التفاعل، وفي هذه الحالة لابد وأن يكون تركيز المادة المتفاعلة كافياً ليشغل جميع المواقع الفعالة. وبمضاعفة تركيز الإنزيم يتضاعف معدل التفاعل بشرط ألا يكون تركيز أيون الهيدروجين pH أو درجة الحرارة أو أي من العوامل الأخرى محددة.

٢- تركيز مادة التفاعل Substrate Concentration

تزداد سرعة التفاعل الإنزيمي إلى درجة كبيرة بزيادة تركيز مادة التفاعل وتقل بعدها الكمية النسبية للمادة المتفاعلة في حدود الزمن. إلا أن زيادة تركيز مادة التفاعل إلى درجة كبيرة يمكن أن يحدث تأثيراً مثبطاً في النشاط الإنزيمي، وقد يكون ذلك بسبب تراكم النواتج النهائية للتفاعل. وبالإضافة إلى ذلك فإن زيادة تركيز مادة التفاعل يؤدي إلى تقليل تركيز الماء (إجهاد مائي) وهذا من شأنه أن يؤدي إلى منع حدوث تفاعل الإنزيم بطاقته الكاملة. ويمكن القول بأن زيادة مادة التفاعل تزيد عدد جزيئات المواد المتفاعلة القريبة من المواقع الفعالة للإنزيمات. وعليه فإنه عند تركيز الإنزيم الثابت، فإنه زيادة في تركيز مادة التفاعل ستزيد من معدل التفاعل الإنزيمي. وحينما يزداد تركيز مادة التفاعل إلى درجة إشغال كافة المواقع الفعالة يُقال حينئذ أن الإنزيم يعمل بكفاءته القصوى ولابد أن تكون كافة العوامل الأخرى ثابتة. وأن زيادة أخرى في مادة التفاعل سوف لايكون لها أي تأثير على معدل التفاعل كما هو موضح بالشكل (٨-١٠).

٣-درجة الحرارة Temperature

تؤثر درجة الحرارة في سرعة التفاعل الإنزيمي، كما أن فترة تعرض التفاعل إلى درجة حرارة معينة تؤثر بالتأكيد في معدل ذلك التفاعل. وعلى العموم فإن معدل التفاعل الإنزيمي يكون عادة قريباً من الصفر عند درجة الصفر المئوي. وبارتفاع درجة الحرارة فإن معدل التفاعل يزداد ويصل إلى قيمة قصوى، لايلبث أن ينخفض بعدها عند درجات الحرارة الأعلى سريعاً نحو الصفر. ويطلق على درجة الحرارة التي يبلغ المعدل عندها حده الأقصى بالدرجة الحرارية المثلى Optimum temperature. وبصورة عامة وجد أن زيادة درجة الحرارة ١٠ درجات مئوية لغاية ٢٥° م من شأنه أن يزيد معدل التفاعل الإنزيمي ٥ر٢ مرة. وبهذا الخصوص فإن زيادة درجة الحرارة تسبب:



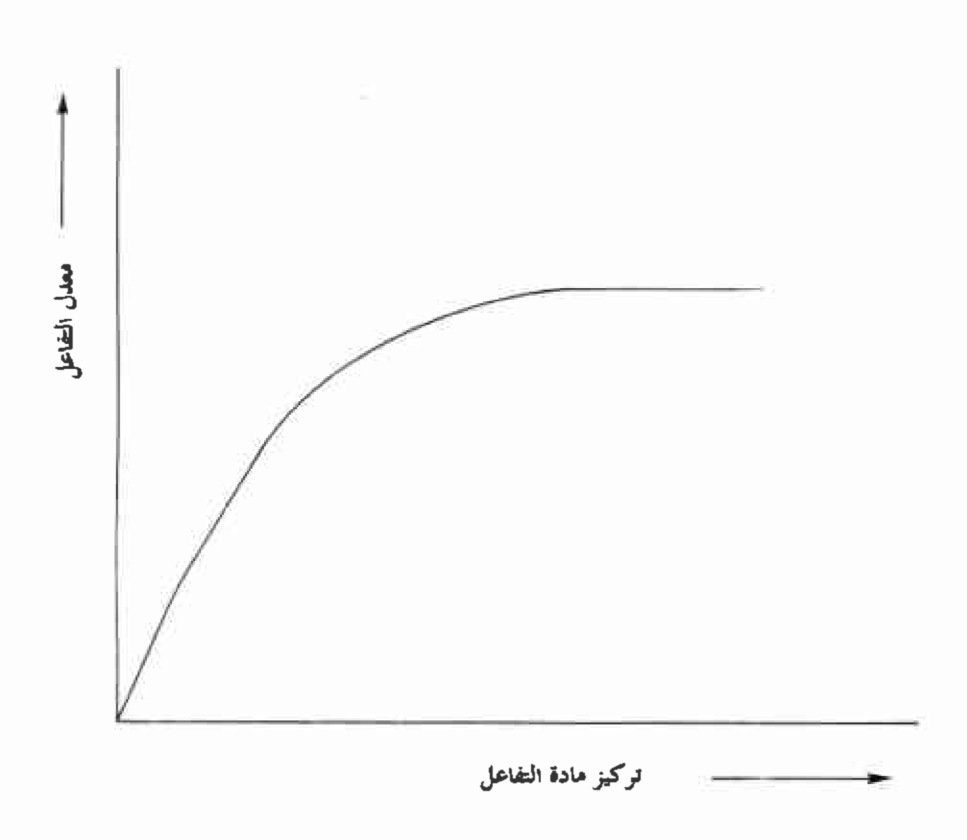
شكل (٨-٩)

تأثير تركيز الإنزيم في معدل التفاعل

أ - زيادة الطاقة الحركية Kinetic energy لكل من مادة التفاعل وجزيئات الإنزيمات.

ب - زيادة في فرصة الاصطدام بين الإنزيم وجزيئات مادة التفاعل نتيجة للحركة الكبيرة بفعل درجات الحرارة العالية.

ويوضح الشكل (٨-١١) التأثير النموذجي لدرجة الحرارة على التفاعل الإنزيمي. ويبدو من هذا الشكل أن معدل التفاعل يصل إلى الحد الأقصى عند ٤٥° م وفي هذه الدرجة تبدأ عملية تغير مستوى التركيب الأساسي لجزيء الإنزيم. وفي الحقيقة بأن تغير خصائص الإنزيم يبدأ من درجة ٣٥° - ٦٠° م. وربما يرجع تأثير ارتفاع درجة الحرارة على معدل التفاعلات الإنزيمية لعدة أسباب منها التأثير السلبي على التآلف بين الإنزيم ومادة تفاعله أو على السرعة الفعلية لهدم المركب الوسطي أو على استقرار الإنزيم وثباته.

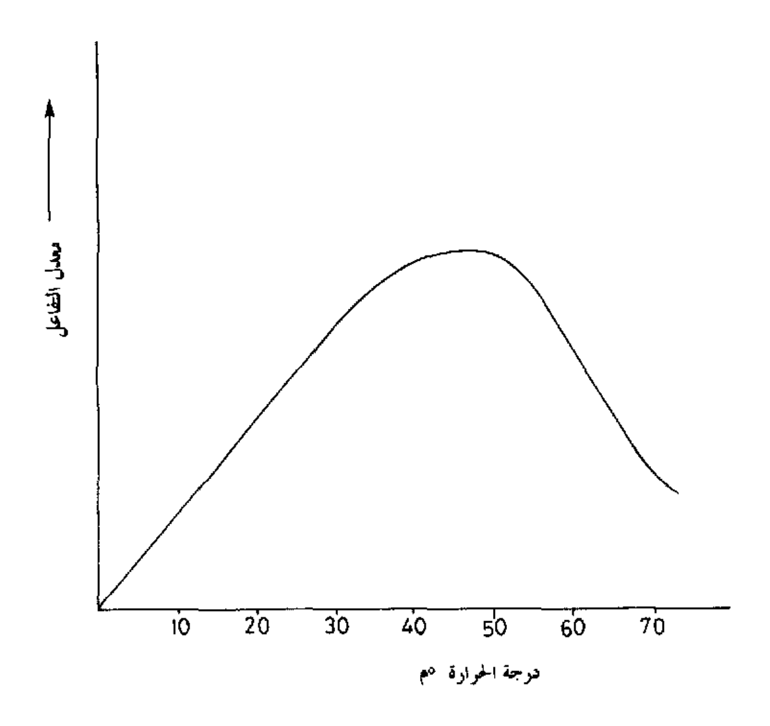


شكل (٨-١٠)

تأثير تركيز مادة التفاعل في معدل التفاعل الإنزيمي

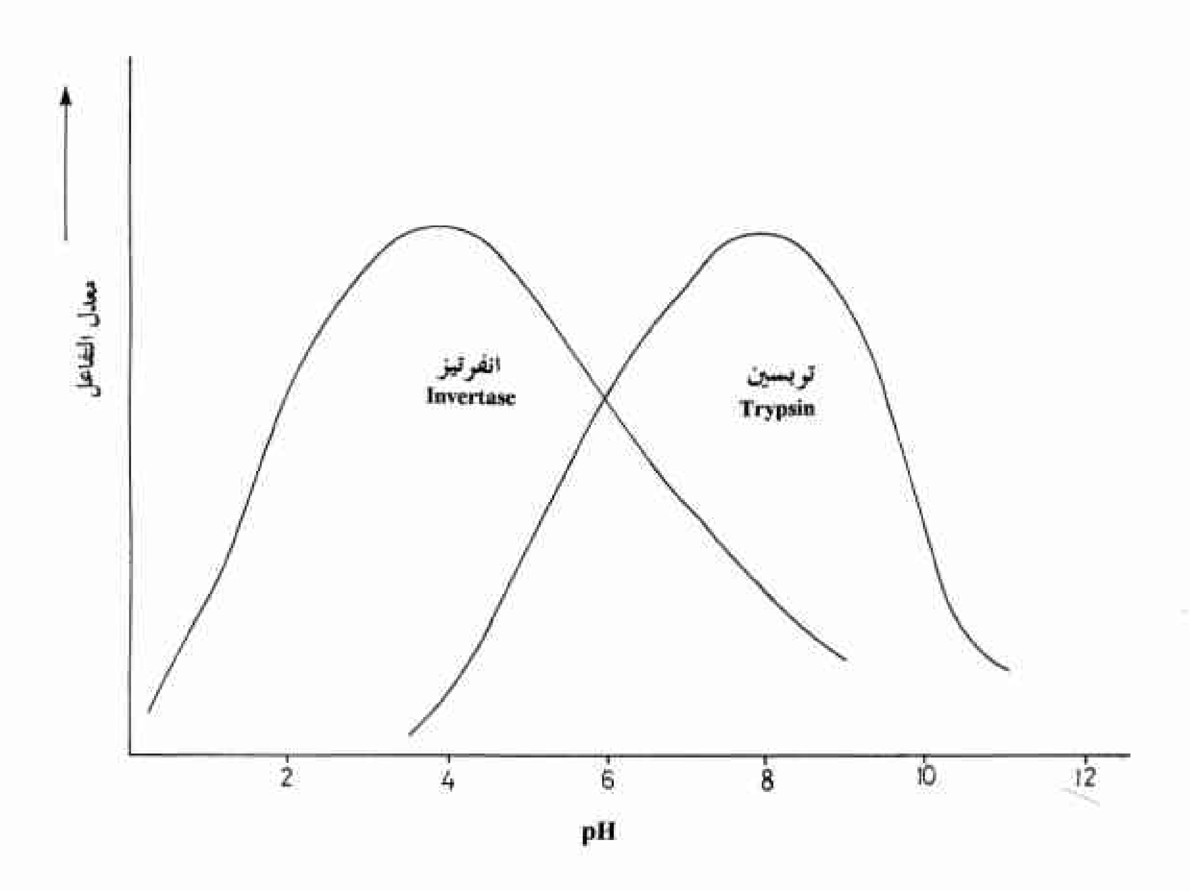
٤- تركيز أيون الهيدروجين Hydrogen Ion Concentration (pH)

تتأثر سرعة النشاطات والتفاعلات الإنزيمية بشكل عام بتركيز أيون الهيدروجين لوسط التفاعل. ويتراوح الرقم الهيدروجيني pH لإعطاء أقصى درجات النشاط الإنزيمي بين ٥ر٤ - ٥ر٧. وأن الرقم الهيدروجيني الذي يعطي أقصى نشاط إنزيمي يسمى بالرقم الهيدروجيني المثالي Optimum pH. غير أن هناك إنزيمات يكون نشاطها الأقصى عند أرقام هيدروجينية أعلى أو أقل من المدى المذكور فمثلاً يكون الرقم الهيدروجيني المثالي لإنزيم البيبسين Pepsin ٥ر١ (في المعدة) بينما لإنزيم التربسين Trypsin يكون الرقم الهيدروجيني المثالي ٥ر٨ (في الأمعاء). ولكن بصورة عامة فإن نشاط الإنزيم يقل بتغير pH وسط التفاعل زيادة أو نقصاناً، ويوضح الرسم البياني (شكل ٨-١٢) العلاقة بين pH ونشاط إنزيمي الأنفرتيز Invertase والتربسين Trypsin. كذلك فإن بعض الإنزيمات لايتأثر نشاطها كثيراً بتغير pH وسط التفاعل مثل Xanthin oxidase و Dehydrogenase و Catalase. ومن الجدير بالذكر فإن درجة الحرارة تؤثر كثيراً في قيمة pH المثالي، فعلى سبيل المثال فقد وجد أن رفع درجة الحرارة يغير pH المثالي لإنزيم انفرتيز الخميرة إلى جهة الحموضة.



شكل (٨-١١)

تأثير درجة الحرارة في معدل التفاعل الإنزيمي



شكل (٨-١٢)

تأثير تركيز أيون الهيدروجين pH في معدل التفاعل لإنزيمي انفرتيز Invertase وتربسين Trypsin

إن التغيرات في pH يمكن أن تغير في خصائص جزيء الإنزيم - يؤدي إلى انخفاض نشاطه. وحقيقة الأمر أن الإنزيمات شأنها شأن البروتينات ، العديد من المجموعات الكيميائية والتي قد تكون مشحونة أو غير مشحونة ويعتم على تركيز أيون الهيدروجين للوسط المباشر. وإذا حدث أن تكون تلك المجموعات الأيونية بمثابة مجاميع فعالة كأن تكون جزءاً من الموقع الفعال، وعليه فإن تكوين معقد الإنزيم - مادة التفاعل يعتمد على حالتها الأيونية وبالتالي من السهولة بمكان ملاحظة تأثير التغير في pH على النشاط الإنزيمي.

٥- المثبطات Inhibitors والمنشطات Activators

هناك مجموعة من المواد التي إذا وجدت في وسط التفاعل يمكن أن تنشط أو تثبط العمل الإنزيمي. فالمواد التي تعمل على زيادة نشاط الإنزيم تعرف بالمنشطات Activators، والبعض الآخر يقلل من نشاط الإنزيم أو يوقف هذا النشاط وتعرف بالمثبطات Inhibitors

والمنشطات ماهي إلا المواد التي يلزم وجودها في وسط التفاعل مع الإنزيم حتى يمكن إتمام التفاعل في يسر وسهولة. ومن المنشطات ماتقوم بعمل مباشر في تنشيط الإنزيم والتي تسمى بالمنشطات المشجعة Promoters، وهي مواد ثابتة لاتتأثر بالحرارة ويمكن فصلها بالفصل الغشائي ويقل أو يقف عمل الإنزيم في غيابها. ومن أمثلة تلك المنشطات الأيونات المعدنية التي يؤدي وجودها بكميات ضئيلة إلى زيادة سرعة التفاعل الإنزيمي. وهذه الأيونات يمكن أن تشغل المواقع الألّوستيرية لتجعل شكل الإنزيم صالحاً لتقبل مادة التفاعل (شكل ٨-٥). فعلى سبيل المثال وجود أيون الكالسيوم بتركيز ضئيل في وسط تفاعل إنزيم لايبيز Lipase البنكرياس وأيون المغنيسيوم مع إنزيم فسفوريليز Phosphorylase وأيونا الكوبالت والمنغنيز مع إنزيم أرجينيز Arginase يمكن أن يزيد من سرعة تفاعل تلك الإنزيمات.

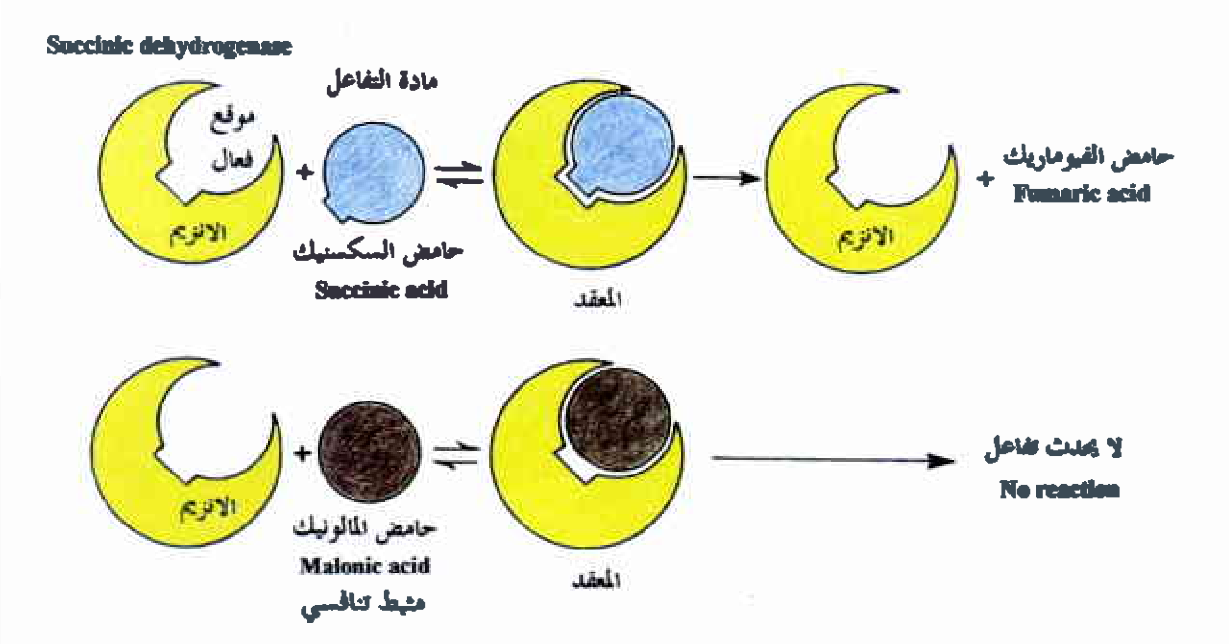
وبعض المنشطات تقوم بتنشيط الإنزيم بطريق غير مباشر، إذ يمكن أن يتحد المنشط مع الشوائب وبالمواد التي تنتج من التفاعلات الجانبية والتي يؤدي وجودها إلى تثبيط نشاط الإنزيم وبالتالي فإنها تقي الإنزيم من شر تلك المركبات. ومن أمثلة تلك المنشطات الواقية Protectors الصمغ العربي وحامض الهيدروسيانيك HCN وكبريتيد الهيدروجين H_2S التي تزيد من نشاط إنزيم يورييز Urease.

ومن جانب آخر فإن بعض المواد الكيميائية تثبط العمل الإنزيمي. وإذا اتصل المركب المثبط بالإنزيم بروابط تساهمية فإن التثبيط يكون عادة غير عكسي. أما إذا

اتصل المثبط بروابط ضعيفة فإن التثبيط يكون عكسياً. وبعض المثبطات تشبه جزيء مادة التفاعل وتتنافس على الموقع الفعال وبالتالي لايحدث اتحاد بين مادة التفاعل والموقع الفعال (شكل ٨-١٣)، حيث يلاحظ أن حامض المالونيك يتنافس مع حامض السكسنيك علي الموقع الفعال لإنزيم Succinic dehydrogenase . وهذا النوع من المثبطات تسمى المثبطات التنافسية Competitive inhibitors. وفي هذه الحالة يمكن السيطرة على معدل التفاعل بزيادة تركيز المادة المتفاعلة حيث تصبح المواقع الفعالة معرضة لمواد التفاعل أكثر من المثبطات. وفي هذا النوع من التثبيط هناك زيادة ظاهرية في قيمة K_m دون أن يتأثر V_{max} (شكل ٨-٨). وهناك نوع من المثبطات والتي ترتبط مع جزء من الإنزيم بعيداً عن الموقع الفعال، وهذا الارتباط من شأنه أن يغير من شكل الإنزيم. وهذا النوع من التثبيط يسمى بالتثبيط غير التنافسي Non-competitive inhibition، والذي لايمكن التغلب عليه إلا بزوال المثبط (شكل ٨-١٤) ويمكن لهذه الأنواع من المثبطات أن تغير شكل الإنزيم بالارتباط مع مواقع ألّوستيرية خاصة وبالتالي يصبح من الصعوبة على الإنزيم تسهيل التفاعل المطلوب ويلاحظ في هذه الحالة أن قيمة K_m لاتتأثر لكن تقل قيمة V_{max} (شكل ٨-٨). ومن الأمثلة الجيدة لهذه المثبطات ما يحدث خلال البناء الحيوي للحامض الأميني لايسين Lysine بعد سلسلة تفاعلات تبدأ بحامض البايروفيك Pyruvic acid واسبارتايل -٤- سيمي ألديهايد Aspartyl -4- semialdehyde تحت وساطة إنزيم Synthase. يلاحظ أن لايسين مثبط تنافسي مع اسبارتايل -٤- سيمي ألديهايد وغير تنافسي مع حامض البايروفيك للإنزيم المذكور، ولا غرابة في ذلك حيث أن هناك تشابه بين التركيب الكيميائي للحامض الأميني لايسين وأسبارتايل -٤- سيمي ألديهايد، وبالتالي فان الأول يتنافس مع الثاني علي الموقع الفعال للإنزيم، بينما يقوم لايسين نفسه بتثبيط الإنزيم المذكور بطريقة غير تنافسية (الارتباط بموقع ألّوستيري) لمنع وصول حامض البايروفيك إلي الموقع الفعال.

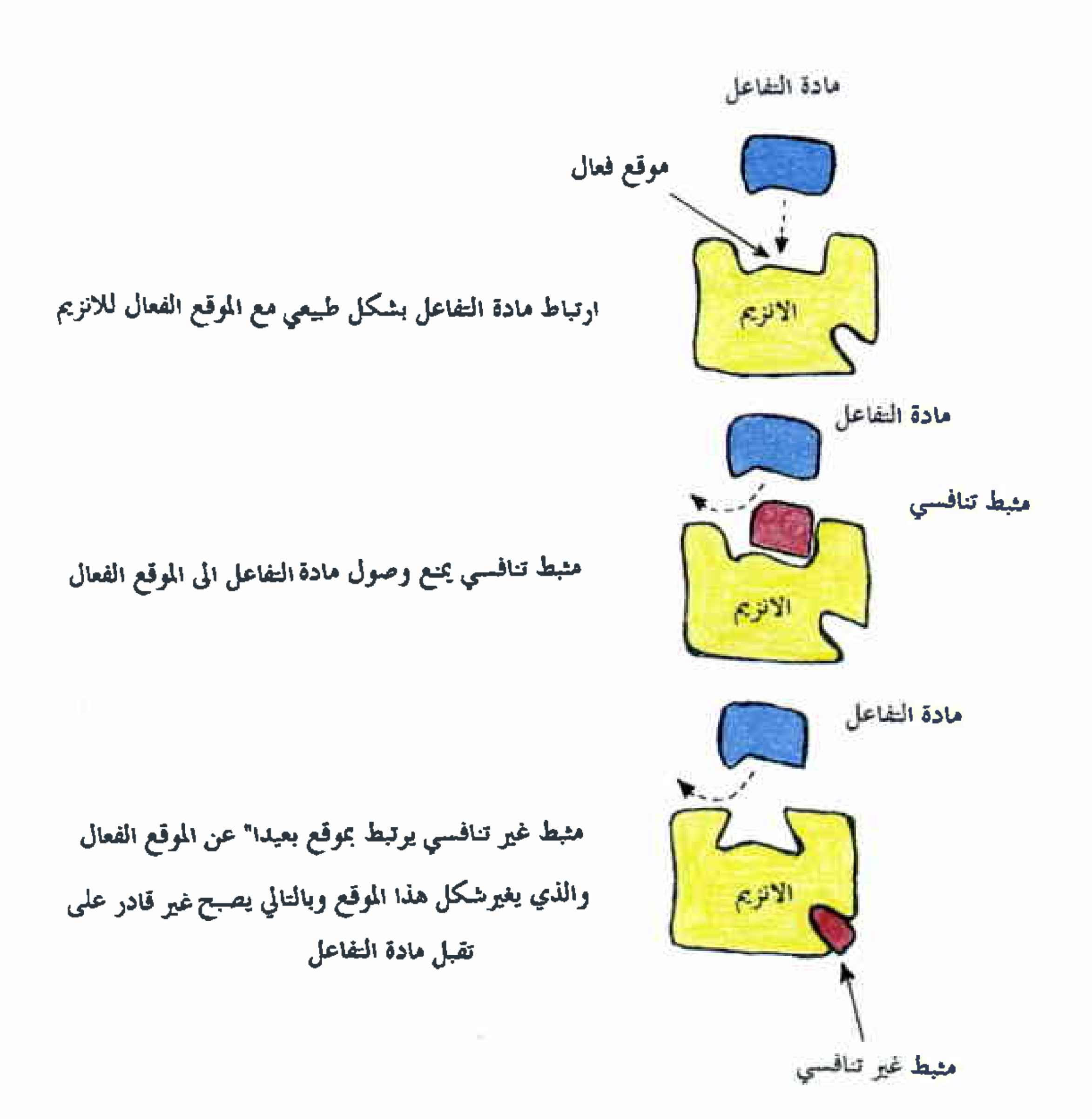
وهناك نوع ثالث من التثبيط يسمى التثبيط المختلط Mixed inhibition، حيث يوصف هذا التثبيط بالتأثير على كلٍ من المعدل الأقصى للتفاعل V_{max} وثابت ميكايلس K_m. حيث أن المعدل الأقصى ينقص بينما تزداد قيمة K_m وهذا يعني أن الألفة بين الإنزيم ومادة التفاعل تصبح قليلة. والتثبيط المختلط شائع وينتج من تكوين معقد بين الإنزيم - مادة التفاعل - المثبط وبالتالي لايتم تحويل مواد التفاعل إلى النواتج المطلوبة.

$$E + S \longrightarrow ES$$
$$ES + I \longrightarrow ESI$$
$$ESI \longrightarrow N.R.$$



شكل (٨-١٣)

التثبيط التنافسي للإنزيم



شكل (٨-١٤)

شكل تخطيطي يوضح أنواع التثبيط الإنزيمي وكيفية عمل المثبطات

تسمية الإنزيمات وتقسيمها

Naming and Classification of Eznymes

لقد بذلت محاولات عديدة لتنظيم تسمية الإنزيمات حيث أن الزيادة الكبيرة في عدد الإنزيمات المعروفة تجعل هذه العملية أمراً ضرورياً. ولم تكن تسمية الإنزيمات في الماضي خاضعة لأي نظام مما أدى إلى وجود كثير من الغموض والتناقضات والمفارقات. وفي عام ١٩٥٦م شكل الاتحاد الدولي للكيمياء الحيوية لجنة خاصة أنيطت بها مهمة وضع تسميات جديدة لإزالة تلك المفارقات والتناقضات. وقد اقترحت تلك اللجنة نظاماً شاملاً لتصنيف وتسمية الإنزيمات وأقره الاتحاد الدولي عام ١٩٦١. وتسمى الإنزيمات حسب هذا النظام باستخدام اسم مادة التفاعل والعمل الذي يقوم به الإنزيم ثم إضافة المقطع -ase مثل:

Esterglycerohydrolase

Malate dehydrogenase

Phosphoenolpyruvate carboxylase ... وغيرها.

وتدل هذه التسميات الجديدة بوضوح على نوع التفاعل الذي تحفزه، لكن في كثير من الحالات فإن أسماء الإنزيمات تكون طويلة لاتتناسب مع الاستعمال العادي المتكرر بالرغم من أن هذه الطريقة تزودنا بأسماء نظامية دقيقة. وقد عالجت اللجنة الخاصة بالتسمية هذا الأمر بإطلاق تسميات شائعة. فعلى سبيل المثال فإن الإنزيم Rubisco وهذا هو الإسم الشائع لإنزيم D-Ribulose 1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase.

ويأخذ هذا الإنزيم الرقم (EC 4.1.1.39) حيث الرمز والأرقام تدل على:

لجنة الإنزيمات	EC Enzyme Commission
المجموعة الرابعة: إنزيمات الهدم	4 The class (4 = lyase)
تحلل رابطة كربون - كربون	4.1 The subclass (cleavage of carbon-carbon bond)
تحلل رابطة كربون - كربوكسيل	4.1.1 = The sub sub class (Cleavage of C-COO-bond)
تسلسل الإنزيم في قائمة إنزيمات تحت المجموعة التي يتبعها	39

وبالتالي فهناك لكل إنزيم ٤ أرقام:

١- يدل الرقم الأول من اليسار على رقم المجموعة الرئيسية التي يتبعها الإنزيم.

٢- يدل الرقم الثاني على رقم تحت المجموعة.

٣- يدل الرقم الثالث على رقم تحت تحت المجموعة.

٤- يدل الرقم الرابع والأخير على رقم تسلسل الإنزيم في قائمة إنزيمات تحت تحت المجموعة التي يتبعها.

ويمكن تقسيم الإنزيمات حسب الاقتراح الذي قدمته اللجنة الدولية إلى ست مجموعات رئيسية:

المجموعة الأولى: إنزيمات الأكسدة والاختزال	Oxidoreductases
المجموعة الثانية: الإنزيمات الناقلة	Transferases
المجموعة الثالثة: إنزيمات التحلل المائي	Hydrolases
المجموعة الرابعة: إنزيمات الهدم	Lyases
المجموعة الخامسة: إنزيمات التشابه	Isomerases
المجموعة السادسة: إنزيمات البناء بالطاقة	Ligases or Synthetases

وبالنظر لكثرة عدد الإنزيمات المعروفة لحد الآن فبات من الصعوبة بمكان مناقشة هذا الكم الهائل من الإنزيمات. وبالتالي فإن الجزء التالي مكرس لتوضيح أمثلة عن الإنزيمات المهمة. ويوضح الجدول (٨-١) المجاميع الرئيسية والفرعية للإنزيمات. ومن الجدير بالذكر فإن جامعة دورهام Durham في المملكة المتحدة قد أعدت موقعاً على الشبكة الدولية للمعلومات Internet لكافة الإنزيمات المعروفة والتفاعلات التي تقوم بتحفيزها يمكن الرجوع إليه لمزيد من المعلومات والتفاصيل.

إنزيمات الأكسدة والاختزال Oxidoreductases

تتضمن هذه المجموعة جميع الإنزيمات التي تحفز عمليات الأكسدة والاختزال التي تجري داخل الخلية الحية والتي ترتبط في معظمها بعمليات التنفس الخلوي. وأن عمليتي الأكسدة والاختزال من العمليات المتضادة والمتلازمة، إذ أن أكسدة مادة ما يصاحبها في الوقت ذاته اختزال مادة أخرى. ففي عمليات التنفس العادية تتأكسد الدهون والكربوهيدرات والبروتينات ويختزل الأكسجين الجوي.

وقد أُطلقت كلمة الأكسدة أصلاً على ارتباط المادة بالأكسجين كما يحدث عند اتحاد الهيدروجين مع الأكسجين لتكوين الماء أو تأكسد الفورمالديهايد إلى حامض الفورميك.

$$HCHO \xrightarrow{1/2\,O_2} HCOOH$$

أو تكون عملية الأكسدة بنزع الهيدروجين كأكسدة حامض السكسنيك Succinic acid إلى حامض الفيوماريك Fumaric acid

$$\begin{array}{c} COOH \\ | \\ CH_2 \\ | \\ CH_2 \\ | \\ COOH \end{array} \xrightarrow{-H_2} \begin{array}{c} COOH \\ | \\ CH \\ \| \\ CH \\ | \\ COOH \end{array}$$

Succinic acid — Fumaric acid

حامض السكسنيك — حامض الفيوماريك

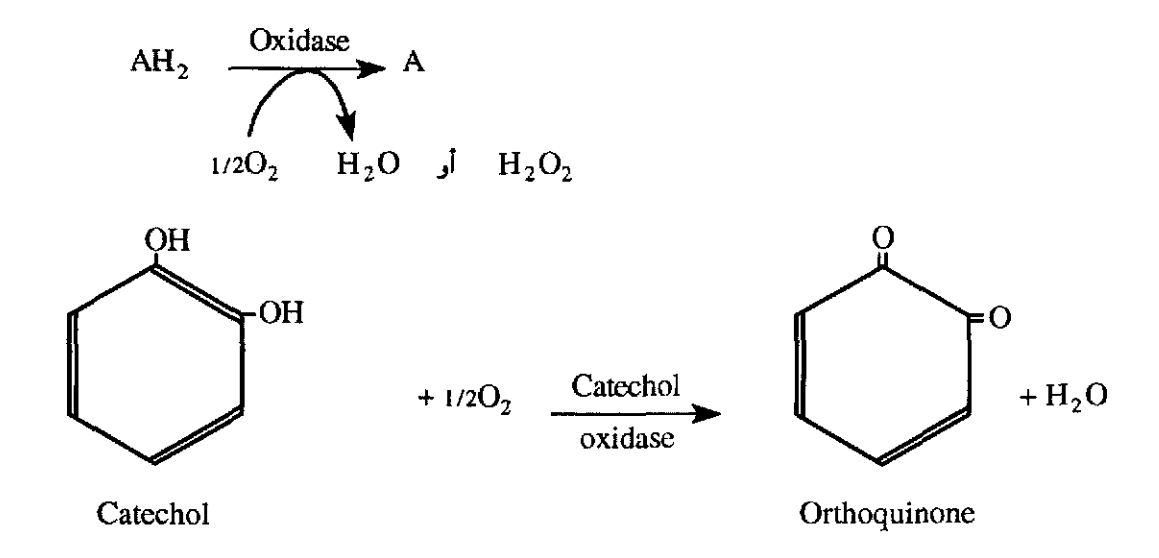
وعمليات الأكسدة والاختزال تُطلق في الوقت الحاضر على فقد واكتساب الالكترونات، فعملية فقد الالكترون هو عملية أكسدة واكتساب الالكترون عملية اختزال.

$$Fe^{++} \xrightarrow{\text{أكسدة}} Fe^{+++} + e^-$$

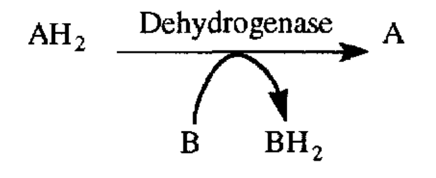
وبالنظر لوجود أنماط مختلفة لعمليات الأكسدة والاختزال فإنه يمكن مناقشة بعض الأمثلة:

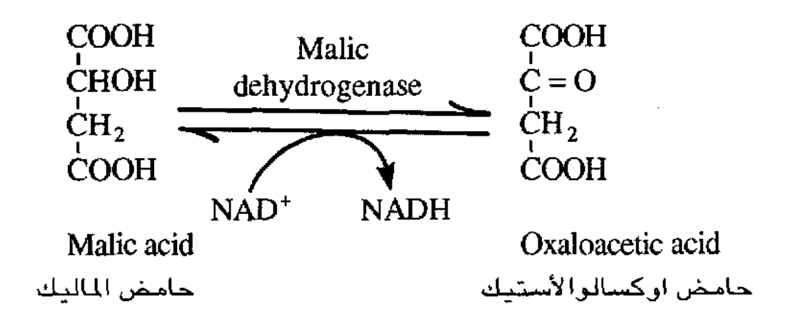
١- إنزيمات الأوكسيديزات Oxidases
٢- إنزيمات نازعات الهيدروجين Dehydrogenases
٣- إنزيمات الاختزال Reductases
٤- إنزيمات الأوكسيجينيزات Oxygenases
٥- إنزيمات البيروكسيديزات Peroxidases
٦- إنزيمات الكاتاليز Catalase

١- **الأوكسيديزات Oxidases**: وتوجد في درنات البطاطس والتفاح مثل Phenol oxidase و Cytochrome oxidase. وهذه تعمل مباشرة مع جزيئات الأكسجين حيث تساعد على نقل الكترونات إليها فتحولها إلى صورة نشطة قادرة على التقاط بروتونات H^+ لتكوين الماء.



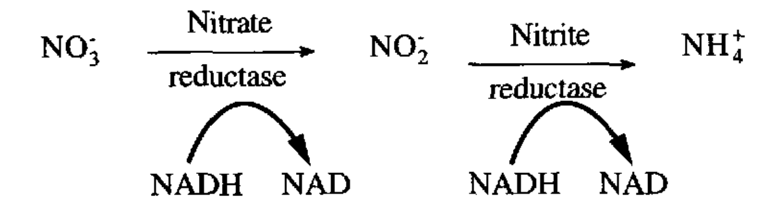
٢- نازعات الهيدروجين Dehydrogenases: وهذه المجموعة من الإنزيمات تساعد على نقل هيدروجين (بروتونات والكترونات) أو الكترونات من مادة التفاعل إلى مرافقات إنزيمية مثل NAD^+ أو $NADP^+$. ومن أمثلتها Malic dehydrogenase





حامض الماليك
حامض اوكسالوالأستيك

٣- إنزيمات الاختزال Reductases: وهي إنزيمات تساعد على نقل هيدروجين (بروتونات والكترونات) أو الكترونات من المرافقات الإنزيمية المختزلة فقط إلى مركبات مستقبلة. وتوجد في السايتوبلازم والبلاستيدات الخضر. ومن أمثلة تلك الإنزيمات Nitrate reductase و Nitrite reductase.



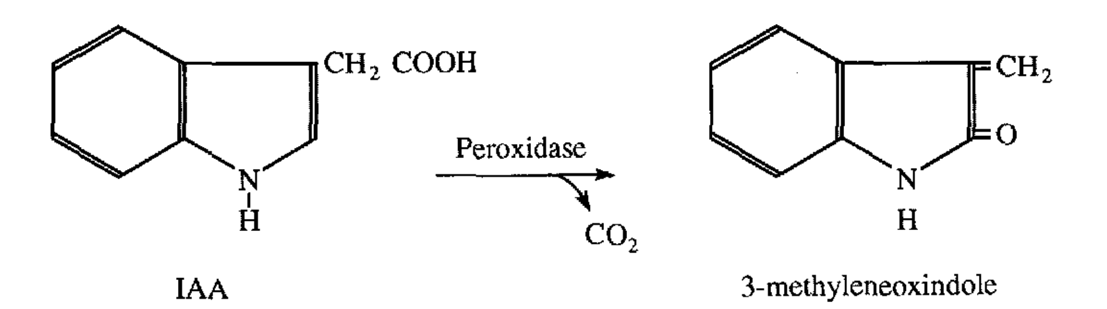
٤- إنزيمات الأوكسجينيزات Oxygenases: وهي إنزيمات تساعد على إضافة أكسجين مباشرة إلى مادة التفاعل. والأكسجين يضاف بشكل جزيئي أو على صورة ذرة واحدة. ومن الأمثلة البارزة في أيض النبات إنزيم D-ribulose 1,5-bisphosphate oxygenase. الإنزيم يسهل تحلل Ribulose 1,5-bisphosphate إلى 3-PGA و 2-Phosphoglycolate بوجود O_2.

$$A + O_2 \xrightarrow{\text{Oxygenase}} AO_2$$

$$\text{Ribulose 1,5-bisphosphate} + O_2 \xrightarrow{\text{Oxygenase}} \text{3-PGA} + \text{2-phosphoglycolate}$$

٥- إنزيمات البيروكسيديزات Peroxidases: وهي مجموعة من إنزيمات تساعد في أكسدة مواد عضوية عن طريق هدم بيروكسيد الهيدروجين H_2O_2 الذي يتكون في الخلايا نتيجة لبعض الفعاليات الحيوية. ومثال ذلك تحليل اندول حامض الخليك IAA.

$$RH_2 + H_2O_2 \xrightarrow{\text{Peroxidase}} R + 2H_2O$$



٦- إنزيمات الكاتاليز Catalase: وهي مجموعة من إنزيمات توجد في الخلايا الحية عدا بعض أنواع البكتريا. وتعد هذه الإنزيمات من أنواع البيروكسيديزات إلا أنها تعمل على تحلل بيروكسيد الهيدروجين H_2O_2 إلى ماء وأكسجين. وعليه يمكن اعتبار عمل هذه الإنزيمات على أنها هدم H_2O_2 باستعمال H_2O_2 ذاته. ومما هو معروف بأن بيروكسيد

الهيدروجين مركب سام وعامل مؤكسد قوي وأنه يتراكم في أنسجة النبات نتيجة لبعض الفعاليات الحيوية وبالتالي فإن خلايا النبات تقوم بتحليله والتخلص من تأثيراته الضارة.

$$2\,H_2O_2 \xrightarrow{\text{Catalase}} H_2O_2 + O_2$$

ومن العضيات الرئيسية التي يتواجد بها هذا الإنزيم هي البيروكسيسومات Peroxisomes حيث يقوم بتخليص النبات من تراكم H_2O_2 خلال تفاعلات التنفس الضوئي.

$$\text{Glycolate} \xrightarrow[O_2 \;\curvearrowright\; H_2O_2]{\text{Oxidase}} \text{Glyoxylate}$$

الإنزيمات الناقلة Transferases

وهي مجموعة كبيرة من الإنزيمات التي تحفز نقل إحدى المجموعات من جزيء إلى جزيء آخر. ومن المجموعات المنقولة مجموعات تحوي في تركيبها على ذرة كربون واحدة مثل: هيدروكسي ميثيل CH_2OH -، وفورمايل HCOO- وكربوكسيل COO - وكاربامويل $\overset{O}{\overset{\|}{C}}$ - NH_2 - ومجموعات الفوسفات والديهايد CHO-والأسل - CH_3 - $\overset{O}{\overset{\|}{C}}$ - وغيرها من المجاميع. ولايغيب عن البال بأن تلك المجاميع تؤدي دوراً هاماً في عمليات البناء والتمثيل في الأنسجة النباتية. كما أن لإنزيمات النقل مرافقات إنزيمية تقوم باستقبال المجموعات المنقولة وتنشطها لتنتقل فيما بعد إلى المركبات المستقبلة. وفيما يلي أهم المجاميع الإنزيمية التي تعود إلى إنزيمات النقل.

أ- إنزيمات نقل مجموعات الفوسفات Transphosphorylases

ومن أهم أنواع هذه المجموعة Kinase الذي يساعد في نقل مجموعة فوسفات من ATP إلى مركب آخر.

$$\text{Glucose} + \text{ATP} \xrightarrow{\text{Glucokinase}} \text{Glucose - 6 - Phosphate} + \text{ADP}$$

ب- الإنزيمات التي تساعد على نقل مجموعة أمين Transaminases

عن طريق هذه الإنزيمات يتم تكوين أحماض أمينية من أحماض أمينية الفاكيتونية هيكلها الكربوني هو الهيكل الكربوني للحامض المتكون.

$$\begin{array}{c} COOH \\ | \\ H-C-NH_2 \\ | \\ CH_2 \\ | \\ CH_2 \\ | \\ COOH \end{array} + \begin{array}{c} COOH \\ | \\ C=O \\ | \\ CH_2 \\ | \\ COOH \end{array} \underset{\text{transaminase}}{\overset{\text{Glutamic-aspartic}}{\rightleftharpoons}} \begin{array}{c} COOH \\ | \\ C=O \\ | \\ CH_2 \\ | \\ CH_2 \\ | \\ COOH \end{array} + \begin{array}{c} COOH \\ | \\ H-C-NH_2 \\ | \\ CH_2 \\ | \\ COOH \end{array}$$

Glutamic acid حامض الجلوتاميك — Oxaloacetic acid حامض أوكسالواستيك — α-Ketoglutaric acid حامض ألفاكيتوجلوتاريك — Aspartic acid حامض الاسبارتيك

ج- الإنزيمات التي تساعد على نقل مجموعة اسل Transacylases

تقوم بنقل مجاميع عضوية مثل مجموعة استل Acetyl $CH_3-\overset{O}{\overset{\|}{C}}-$ وهي مهمة في عمليات بناء وهدم السكريات والدهون التي تجري في خلايا النبات وكذلك في بناء مركبات أخرى من نوع Acetyl choline.

د- الإنزيمات التي تساعد على نقل مجموعة جلايكوسايد Transglycosidases

تؤدي هذه الإنزيمات دوراً مهماً في بناء السكريات المتعددة مثل الأميلوز Amylose والأميلوبكتين Amylopectine.

إنزيمات التحلل المائي Hydrolases

تقوم هذه الإنزيمات بعملها عن طريق تحلل مواد تفاعلها تحللاً مائياً. ويمكن إضافة المقطع Hydrolase على اسم مادة التفاعل لتشكيل اسم الإنزيم، أو إضافة المقطع ase- المعتاد إضافته على اسم مادة التفاعل. وأن إطلاق تسمية هذه المجموعة من الإنزيمات على أنها محللة مائياً إنما ينطوي عليه نوع من الاعتباطية، حيث أن معظم التفاعلات الخاصة بالتحلل المائي ماهي إلا تفاعلات عكسية، وبالتالي يمكن أن تكون التسمية على أنها إنزيمات بناء Synthetic أو تكثيف Condensation. وهناك ثمان أو أكثر من مجاميع فرعية (تحت مجموعة) ضمن إنزيمات التحلل المائي (جدول ٨-١). ويمكن مناقشة أهم تلك المجاميع:

١- إنزيمات تحليل الروابط الجلايكوسيدية Glycosidases

هذه تعمل على تحليل السكريات الثنائية والمتعددة المتجانسة وغير المتجانسة. وطريقة عمل الإنزيمات بصورة عامة يبينها التفاعل الآتي:

$$\text{بوليمر من جزيئات الجلوكوز} \xrightarrow{\text{Glycosidase}} \text{جزيء جلوكوز} + \text{متبقي من البوليمر بعد فصل جزيء جلوكوز}$$

بوليمر من جزيئات الجلوكوز

جزيء جلوكوز

متبقي من البوليمر بعد فصل جزيء جلوكوز

وتمتاز هذه الإنزيمات بأنها ذات تخصص مطلق مثل:

(أ) إنزيمات الأميليز Amylases التي تساعد على تحليل النشا والجلايكوجين عن طريق تحلل الرابطة ألفا (١ ←—— ٤) ومنها ألفا - أميليز α-amylase (α-1,4-glucan-4-glucanohydrolase) والذي يساعد على إضافة جزيئات ماء إلى تلك الرابطة ليعطي ديكستيرينات Dextrines. وهناك بيتا - أميليز β-amylase (α-1,4 glucan maltohydrolase) الذي يساعد في إضافة جزيئات ماء إلى الروابط الجلايكوسيدية التي تبدأ من النهاية غير المختزلة حيث ينتج جزيئات من سكريات ثنائية (المالتوز) (الشكل ٨-١٥)

(ب) إنزيمات ألفا (١ ←—— ٦) جلوكوسيديز α (1 ——→ 6) Glycosidase (وتسمى ايضا بـ Dextrinase) التي تعمل على تحليل الروابط الجلايكوسيدية من نوع ألفا

(١ ——← ٦) المتواجدة في أماكن التفرع في الأميكوبكتين والجلايكوجين. ويمكن أن ينتج عن ذلك وحدات سكر المالتوز وسكريات ثلاثية (الشكل ٨–١٥). وثمة إنزيمات أخري تقوم بتحليل الروابط في أماكن التفرغ مثل Debranching enzymes و R-enzyme

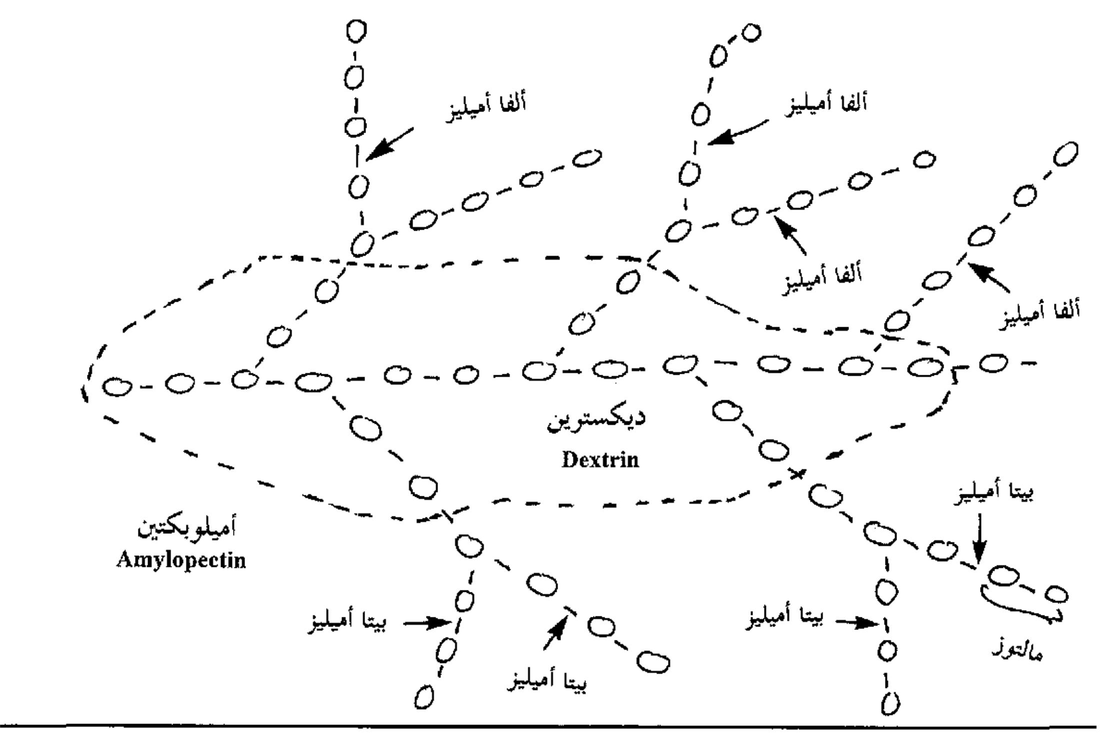
(ج) إنزيمات السيليوليز Cellulase: والتي تساعد في تحليل الروابط الجلايكوسيدية نوع بيتا (١ ——← ٤) في السليلوز والاسم النظامي لهذا الإنزيم β-1,4-glucan-4-glucanohydrolase.

(د) إنزيمات Chitinase: وتساعد على تحليل مادة الكايتين.

(هـ) ألفا (١–٤) – جلوكوسيديز α-glucosidase: وهو إنزيم واسع الانتشار ذو تخصصية واسعة حيث يقوم بتحليل الرابطة ألفا (١ ——← ٤) في السكر الثنائي مالتوز ويسمى هذه الإنزيم سابقاً بالمالتيز Maltase

مالتوز + ماء ——إنزيم——← ٢ جزيئة جلوكوز

(و) بيتا – جلوكوسيديز β-glucosidase: وهو ذو تخصصية واسعة حيث أنه يقوم بتحليل الرابطة بيتا جلوكوسايد β-glucoside ومن أمثلة السكريات التي يقوم بتحليلها هذا الإنزيم سيليبايوز Cellebiose والأميجدالين Amygdalin. وبتحليل المركب الأخير تتكون جزيئتان جلوكوز والديهايد بنزين Benzaldehyde وحامض الهيدروسيانيك HCN.



شكل (٨-١٥)

شكل يوضح كيفية عمل ألفا- اميليز وبيتا- اميليز على الأميلوز والأميلوبكتين

(ز) بيتا – فركتوسيديز β-fructosidase: ويسمى سابقاً انفرتيز Invertase والذي يحلل السكروز إلى جلوكوز وفركتوز.

سكروز + ماء ⟵(انفرتيز)⟵ جلوكوز + فركتوز

٢- إنزيمات تحليل الروابط الإسترية Esterases

تقوم هذه الإنزيمات بتحليل الروابط الإسترية Ester linkages في الدهون والكربوهيدرات الفوسفاتية ومركبات ATP وغيرها.

$$R-CO-O-R_2 + H_2O \xrightarrow{\text{Esterase}} R-COOH + R_2\,OH$$

وأهم إنزيمات هذه المجموعة:

أ – إنزيمات اللايبيز Lipases: التي تساعد في تحليل الجليسيريدات إلى أحماض دهنية وجليسرول حيث يقوم بتحفيز حل الرابطة الاسترية Ester linkage في موضع ألفا - بالجليسريدات الثلاثية أو الثنائية أو الأحادية Tri-di- or mono-glyceride. وهكذا يتحول ثلاثي الجليسرايد Triglyceride إلى أحماض دهنية وجليسرول بثلاث مراحل، الأولى والثانية قابلتان للانعكاس بينما المرحلة الثالثة غير قابلة للانعكاس. ويسمى هذا الإنزيم رسمياً Esterglycerohydrolase (شكل ٨-١٦).

ب – إنزيمات الفوسفاتيز Phosphatase: وهي تساعد في فصل مجموعة فوسفات مرتبطة مع مركبات كربوهيدراتية أو بروتينية أو وحدات نيكليوتيدية.

$$R_1-O-P + H_2O \xrightarrow{\text{Phosphatase}} R-OH + P$$

$$\text{Phosphoglycolate} + H_2O \xrightarrow[\text{Phosphatase}]{\text{Phosphoglycolate}} \text{Glycolate} + \text{Phosphate}$$

ج – إنزيمات ATPase

$$ATP + H_2O \xrightarrow{\text{ATPase}} ADP + Pi + \text{طاقة}$$

ويمكن بنفس الطريقة يتحول ADP إلى AMP وفوسفات ثانية.

$$\begin{array}{l} CH_2\,OOC-R_1 \\ | \\ CH\,OOC-R_2 \\ | \\ CH_2\,OOC-R_3 \end{array} \underset{+\,H_2O}{\overset{Lipase}{\rightleftharpoons}} R_1COOH + \begin{array}{l} CH_2OH \\ | \\ CHOOC-R_2 \\ | \\ CH_2OOC-R_3 \end{array}$$

ثلاثي الجليسيرايد
Triglyceride

حامض دهني

ثنائي الجليسيرايد
Diglyceride

$$\xrightleftharpoons[Lipase]{+\,H_2O}$$

$$R_3COOH + \begin{array}{l} CH_2OH \\ | \\ CHOOC-R_2 \\ | \\ CH_2OH \end{array} \underset{+\,H_2O}{\overset{Lipase}{\longrightarrow}} R_2COOH + \begin{array}{l} CH_2OH \\ | \\ CHOH \\ | \\ CH_2OH \end{array}$$

حامض دهني

أحادي الجليسيرايد
Monoglyceride

حامض دهني

جليسيرول
Glycerol

شكل (٨-١٦)

مخطط يوضح تحلل الدهون بوساطة إنزيم لايبيز Lipase إلى أحماض دهنية وجليسرول

٣- إنزيمات تحليل الروابط الببتيدية Peptidases

وهي إنزيمات تعمل على تحليل البروتينات عن طريق تحليل الروابط الببتيدية الموجودة فيها. وهناك عدة أنواع من تلك الإنزيمات منها مايحلل الروابط داخل جزيئة البروتين حيث يتحول البروتين إلى قطع من ببتيدات مختلفة وتسمى هذه الإنزيمات Endopeptidases أو Enterpeptidases مثل التربسين والبيبسين والكيموتربسين. وإنزيمات أخرى تحلل الروابط من النهايات وتسمى Exopeptidases وهذه تكون بشكلين إما أن تحلل الروابط الببتيدية جهة النهايات الكربوكسيلية Carboxypeptidases أو تحلل الروابط الببتيدية جهة النهايات الأمينية Aminopeptidases. وفي كل الأحوال فإن ناتج فعل هذه الإنزيمات هو أحماض أمينية حرة.

٤- إنزيمات تحلل الرابطة C - N -

وهي مجموعة من إنزيمات تعمل على كسر روابط كربونتروجينية C-N bonds غير الروابط الببتيدية محررة أمونيا. ومن أمثلتها Asparaginase والتي تعمل على فصم الرابطة الأمينية في جزيء الأسباراجين Asparagine

$$\underset{\text{L-asparagine}}{H_2N-CH(CH_2-CO-NH_2)-COOH} + H_2O \xrightarrow{\text{Asparaginase}} \underset{\text{L-aspartic acid}}{H_2N-CH(CH_2-CO-OH)-COOH} + NH_3$$

اسباراجين - يساري → حامض الاسبارتيك اليساري + امونيا

وإنزيم يورييز Urease واسمه النظامي Urea amidohydrolase والذي يحفز تحلل اليوريا

$$(NH_2)_2C=O + H_2O \xrightarrow{\text{Urease}} CO_2 + 2NH_3$$

يوريا + ماء ← ثاني أكسيد الكربون + امونيا

إنزيمات الهدم Lyases

تسمى هذه الإنزيمات بهذا الإسم من التسمية اليونانية Lio والتي تعني التفكيك أوالهدم. وتقوم هذه المجموعة من الإنزيمات في المساعدة على فصل مجموعة كيميائية معينة من مادة التفاعل عن طريق حل روابط معينة داخل جزيء مادة التفاعل عن طريق حل روابط معينة داخل جزيء مادة التفاعل دون مشاركة الماء. وهذه الإنزيمات تشترك في عمليات التمثيل والأنشطة الحيوية الخاصة بتحليل المركبات المعقدة.

وهناك أنواع من الروابط التي يمكن تفكيكها:

١- روابط بين ذرات كربون وكربون $>C-C<$

٢- روابط بين ذرات أكسجين وكربون $>C-O-$

٣- روابط بين ذرات نتروجين وكربون $>C-N<$

٤- روابط بين ذرات كبريت وكربون $>C-S-$

٥- روابط بين ذرات هالوجين وكربون - C - halogen

وفيما يلي بعض الأمثلة:

أ - إنزيم Aldolase

يقوم بعملية هدم للكربوهيدرات في سايتوبلازم الخلية للحصول على الطاقة عن طريق تفكيك مركب فركتوز -١، ٦- ثنائي الفوسفات (Fructose -1,6-bisphosphate) إلى مركبي ثنائي هيدروكسي اسيتون - ٣ - فوسفات Dihydroxyacetone-3- phosphate و٣-فوسفو جليسر الديهايد 3-phosphoglyceraldehyde تحت ظروف لاهوائية أو هوائية.

$$\text{Fructose- 1, 6 - bisphosphate} \xrightarrow{\text{Aldolase}} \text{3-Phosphoglyceraldehyde + Dihydroxyacetone -3-phosphate}$$

ب - إنزيمات Decarboxylases

وهي منتشرة في خلايا النبات وغيرها من الكائنات الحيوانية والبكتريا والخمائر. وهذه تساعد على فصل CO_2 من مادة التفاعل وهذه تحتاج إلى مرافقات

إنزيمية لعملها.

$$\begin{array}{c} CH_3 \\ | \\ C=O \\ | \\ COOH \end{array} \xrightarrow[\text{decarboxylase}]{\text{Pyruvate}} \begin{array}{c} CH_3 \\ | \\ CHO \end{array} + CO_2$$

Pyruvic acid — Acetaldehyde

حامض البايروفيك — استلديهايد

ج - إنزيم Enolase

وهي إنزيمات تشارك في تفاعلات إنتاج مركبات غنية بالطاقة أثناء هدم الجلوكوز في سايتوبلازم الخلية كما هو موضح في التفاعل:

$$\text{2-phosphoglyceric acid} \xrightarrow{\text{Enolase}} \text{2-phosphoenolpyruvic acid} + H_2O$$

$$\begin{array}{c} CH_2OH \\ | \\ H-C-O-P \\ | \\ COOH \end{array} \qquad \begin{array}{c} CH_2 \\ \| \\ C-O-P \\ | \\ COOH \end{array} \text{ PEP}$$

حامض ٢- فوسفو جليسريك — حامض ٢- فوسفواينول بايروفيك

د - إنزيم Aspartase

هذا أحد إنزيمات أيض الأحماض الأمينية والذي يفصل الأمونيا من حامض الاسبارتيك Aspartic acid لتكوين حامض الفيوماريك Fumaric acid

$$\begin{array}{c} COOH \\ | \\ H-C-NH_2 \\ | \\ CH_2 \\ | \\ COOH \end{array} \xrightarrow{\text{Aspartase}} NH_3 + \begin{array}{c} COOH \\ | \\ CH \\ \| \\ CH \\ | \\ COOH \end{array}$$

Aspartic acid — Fumaric acid

حامض الاسبارتيك — حامض الفيوماريك

هـ -إنزيم Cysteine desulphhydrase

هذا الإنزيم ينزع كبريت ونيتروجين في آن واحد من الحامض الأميني Cysteine لتكوين حامض البايروفيك ويتحرر غاز H_2S و NH_3.

$$\underset{\text{Cysteine}}{\begin{matrix} COOH \\ | \\ H-C-NH_2 \\ | \\ CH_2 \\ | \\ SH \end{matrix}} + H_2O \xrightarrow[\text{desulphhydrase}]{\text{Cysteine}} \underset{\text{Pyruvic acid}}{\begin{matrix} CH_3 \\ | \\ C=O \\ | \\ COOH \end{matrix}} + NH_3 + H_2S$$

سيستين　　　　　　　　　　　　　　　　حامض البايروفيك

و- إنزيم D-Ribulose - 1,5 - bisphosphate carboxylase (Rubisco)

وهو الإنزيم الذي يسهل عملية تثبيت CO_2 خلال تفاعلات الظلام في عملية البناء الضوئي. وتوضح المعادلة ادناه هذا التفاعل.

$$\text{Ribulose-1,5-bisphosphate} + CO_2 \xrightarrow{\text{Rubisco}} 2[\text{3-PGA}]$$

رايبيولوز - ١ ، ٥ - ثنائي الفوسفات　　　　　　　　جزيئتان من : حامض ٣ فوسفو جليسريك

إنزيمات التشابه Isomerases

تقوم هذه المجموعة من الإنزيمات بتحفيز تحول المواد المتشابهة Isomers. وقد يكون ذلك نتيجة لإحداث تغير في الوضع الفراغي Configuration لمجموعات جزيء مادة التفاعل، أو نتيجة نقل إحدى المجموعات من موضع إلى آخر في نفس الجزيء. وفي التسميات النظامية يُشار إلى نوع التحول باستخدام مقاطع تسبق كلمة Isomerase، وفيما يلي أهم تلك المجموعات من الإنزيمات:

أ - إنزيمات Racemases

وهي إنزيمات تساعد في تحويل الآيزومر الضوئي إلى خليط من جزيئاته المتكافئة ضوئياً وكمثال إنزيم Lactate racemase

$$\text{L-Lactate} \underset{\text{racemase}}{\rightleftharpoons} \text{D-Lactate}$$

لاكتات يساري　　　　　　　لاكتات يميني

ب - إنزيمات Epimerase

وهذه تساعد على تحويل مركب ما إلى مركب شبيه له في التركيب وتختلف تلك المركبات فيما بينها فقط في التوزيع الفراغي لمجموعات أو ذرات معينة حول ذرة كربون واحدة غير متماثلة. ومن أمثلة ذلك α-D-glucose و β-D-glucose فكلاهما ايبمر للآخر (يختلفان في التركيب حول ذرة كاربون رقم ١) فقط

$$\alpha\text{-D-glucose} \underset{}{\overset{\text{Epimerase}}{\rightleftharpoons}} \beta\text{-D-glucose}$$

الفا-جلوكوز يميني
α -D-glucose

بيتا- جلوكوز يميني
β-D-glucose

ج - إنزيمات Cis-Trans-Isomerases

وهي إنزيمات تساعد في تحويل مركب ما في تركيبة لها شكل هندسي ما إلى ايزومره بتركيبة فراغية لها شكل هندسي آخر.

$$\begin{matrix} H-C-COOH \\ HOOC-C-H \end{matrix} \underset{\text{isomerase}}{\overset{\text{Maleate-cis-trans-}}{\rightleftharpoons}} \begin{matrix} H-C-COOH \\ H-C-COOH \end{matrix}$$

Fumarate (trans)
فيومارات (ترانز)

Maleate (cis)
ماليت (سيز)

د - إنزيمات Endoisomerases

وهي إنزيمات تساعد في تحويل مركب ما إلى شبيه له عن طريق تغيير في التركيبة الداخلية لهذا المركب. وهذه الإنزيمات يمكن اعتبارها انزيمات أكسدة واختزال داخلية بمعنى أن يقوم بعملية أكسدة واختزال داخل الجزيء نفسه. وأحسن مثال هو تحول جلوكوز-٦-فوسفات إلى فركتوز-٦-فوسفات.

$$\text{Glucose - 6 - P} \underset{}{\overset{\text{Phosphohexoisomerase}}{\rightleftharpoons}} \text{Fructose - 6 - P}$$

جلوكوز - ٦- فوسفات   فركتوز - ٦ - فوسفات

ومثال آخر مهم هو تحول جليسرالديهايد-٣-فوسفات إلى ثنائي هيدروكسي اسيتون - ٣-الفوسفات في تفاعلات التنفس والبناء الضوئي.

$$\text{Glyceraldehyde-3-phosphate} \underset{}{\overset{\text{Triosephosphate isomerase}}{\rightleftharpoons}} \text{Dihydroxyacetone-3- phosphate}$$

جليسرالديهايد-٣-فوسفات   ثنائي هيدروكسي اسيتون -٣- فوسفات

هـ - إنزيمات نقل داخل الجزيء Mutase isomerases

وهي إنزيمات تساعد في نقل مجموعة كيميائية معينة من مكان لآخر داخل الجزيء نفسه مثل نقل مجموعة فوسفات من على ذرة كربون رقم (٣) في حامض الفوسفو جليسريك إلى ذرة رقم (٢) بوساطة إنزيم Phosphoglyceromutase isomerase.

$$\begin{array}{l} COOH \\ | \\ CHOH \\ | \\ CH_2-O-P \end{array} \quad \underset{\text{isomerase}}{\overset{\text{Phosphoglyceromutase}}{\rightleftharpoons}} \quad \begin{array}{l} COOH \\ | \\ C-O-P \\ | \\ CH_2OH \end{array}$$

3-PGA — 2-PGA

حامض ٣ - فوسفو جليسريك — حامض ٢ - فوسفو جليسريك

وإنزيم Phosphoglyceromutase isomerase من إنزيمات التحلل السكري التي تقوم بهدم السكريات تمهيداً لاستخلاص الطاقة من روابطه.

و - إنزيمات Mutases

وهي تقوم بنقل مجموعات كيميائية معينة من مكان لآخر داخل الجزيء العضوي نفسه.

$$\text{Glucose - 1 - phosphate} \xrightarrow{\text{Phosphoglucomutase}} \text{Glucose - 6 - phosphate}$$

جلوكوز - ١ - فوسفات — جلوكوز - ٦ - فوسفات

إنزيمات البناء بالطاقة Ligases (Synthetases)

هي الإنزيمات التي تساعد على ربط جزيئات عضوية مع بعضها بروابط تُستمد الطاقة المستخدمة لتكوينها من مركبات غنية بالطاقة مثل ATP ومركبات أخرى حث GTP و UTP و CTP وغيرها. وأن الطاقة المنطلقة من هذه المركبات تتيح طاقة لعملية البناء. ويمكن التعبير عن التفاعلات التي تتوسطها هذه الإنزيمات بالمعادلة الآتية:

$$X + Y + ATP \longrightarrow X-Y + ADP + Pi$$

ومن الروابط التي تساعد في بناءها هذه الإنزيمات:

١- روابط ذرات كربون وأكسجين ($\longrightarrow$ C - O)

٢- روابط ذرات كربون وكبريت ($\longrightarrow$ C - S -)

٣- روابط ذرات كربون ونيتروجين ($\longrightarrow$ C - N)

٤- روابط ذرات كربون وكربون (⟶ C - C ⟵)

وفيما يلي أمثلة لتلك الإنزيمات:

$$\text{t-RNA + Amino acid + ATP} \xrightarrow[\text{Synthetase}]{\text{Aminoacyl-t RNA}} \text{Aminoacyl-t RNA + AMP + P-P (Pyrophosphate)}$$

والربط هنا بين ذرة كربون من الحامض النووي وذرة أكسجين من الحامض الأميني. ويسمى هنا الإنزيم حسب نوعية الحامض الأميني المتفاعل. مثل Tyrosine-tRNA ligase (EC.6.1.1.1).

وإنزيم آخر هو Succinyl-CoA Synthetase والذي يسمى وفق الطريقة النظامية Succinate - CoA ligase والذي يحفز التفاعل:

$$\begin{array}{l} COOH \\ | \\ CH_2 \\ | \\ CH_2 \\ | \\ COOH \end{array} + \text{HS - CoA} + \text{ATP} \underset{\text{synthetase}}{\overset{\text{Succinyl-CoA}}{\rightleftharpoons}} \begin{array}{l} COOH \\ | \\ CH_2 \\ | \\ CH_2 \\ | \\ C = O \\ | \\ \text{S - CoA} \end{array} + \text{ADP} + \text{Pi}$$

Succinic acid
حامض السكسنيك

Succinyl-CoA
سكسنايل المرافق الإنزيم أ

والربط هنا يكون بين ذرة كربون وذرة كبريت.

وثمة مجموعة أخرى من الإنزيمات تساعد في ربط كربون ونيتروجين بوساطة الرابطة الببتيدية Peptide linkage كربط الأحماض الأمينية لتكوين الببتيدات:

$$\text{L - glutamate + L - cysteine + ATP} \xrightarrow{\text{Ligase}} + \quad \text{- glutamylcysteine + ADP + Pi}$$

$$\text{- glutamylcysteine + glycine + ATP} \xrightarrow{\text{Ligase}} \text{Glutathione + ADP + Pi}$$

وكذلك تفاعل الأمونيا مع مجموعة كربوكسيل من حامض أميني لتكوين الأميدات كما في التفاعل الآتي:

$$\begin{array}{c} COOH \\ | \\ H-C-NH_2 \\ | \\ CH_2 \\ | \\ CH_2 \\ | \\ COOH \end{array} + NH_3 + ATP \xrightarrow[\text{Synthetase}]{\text{Glutamine}} \begin{array}{c} COOH \\ | \\ H-C-NH_2 \\ | \\ CH_2 \\ | \\ CH_2 \\ | \\ C-NH_2 \\ \| \\ O \end{array} + ADP + Pi$$

Glutamic acid
حامض جلو تاميك

Glutamine
جلو تامين

ويسمى هذا الإنزيم حسب الطريقة النظامية Glutamate-amonia ligase

جدول (٨-١)

مفتاح ترقيم الإنزيمات وتصنيفها

1. -. -.-	Oxidoreductases.
1. 1. -.-	Acting on the CH-OH group of donors.
1. 1. 1.-	With NAD(+) or NADP(+) as acceptor.
1. 1. 2.-	With a cytochrome as acceptor.
1. 1. 3.-	With oxygen as acceptor.
1. 1. 4.-	With a disulfide as acceptor.
1. 1. 5.-	With a quinone or similar compound as acceptor.
1. 1.99.-	With other acceptors.
1. 2. -.-	Acting on the aldehyde or oxo group of donors.
1. 2. 1.-	With NAD(+) or NADP(+) as acceptor.
1. 2. 2.-	With a cytochrome as acceptor.
1. 2. 3.-	With oxygen as acceptor.
1. 2. 4.-	With a disulfide as acceptor.
1. 2. 7.-	With an iron-sulfur protein as acceptor.
1. 2.99.-	With other acceptors.
1. 3. -.-	Acting on the CH-CH group of donors.
1. 3. 1.-	With NAD(+) or NADP(+) as acceptor.
1. 3. 2.-	With a cytochrome as acceptor.
1. 3. 3.-	With oxygen as acceptor.
1. 3. 5.-	With a quinone or related compound as acceptor.
1. 3. 7.-	With an iron-sulfur protein as acceptor.
1. 3.99.-	With other acceptors.
1. 4. -.-	Acting on the CH-NH(2) group of donors.
1. 4. 1.-	With NAD(+) or NADP(+) as acceptor.
1. 4. 2.-	With a cytochrome as acceptor.
1. 4. 3.-	With oxygen as acceptor.
1. 4. 4.-	With a disulfide as acceptor.
1. 4. 7.-	With an iron-sulfur protein as acceptor.
1. 4.99.-	With other acceptors.
1. 5. -.-	Acting on the CH-NH group of donors.
1. 5. 1.-	With NAD(+) or NADP(+) as acceptor.
1. 5. 3.-	With oxygen as acceptor.
1. 5. 4.-	With a disulfide as acceptor.
1. 5. 5.-	With a quinone or similar compound as acceptor.
1. 5.99.-	With other acceptors.
1. 6. -.-	Acting on NADH or NADPH.
1. 6. 1.-	With NAD(+) or NADP(+) as acceptor.
1. 6. 2.-	With a cytochrome as acceptor.
1. 6. 4.-	With a disulfide as acceptor.
1. 6. 5.-	With a quinone or similar compound as acceptor.
1. 6. 6.-	With a nitrogenous group as acceptor.
1. 6. 8.-	With a flavin as acceptor.
1. 6.99.-	With other acceptors.
1. 7. -.-	Acting on other nitrogenous compounds as donors.
1. 7. 2.-	With a cytochrome as acceptor.
1. 7. 3.-	With oxygen as acceptor.
1. 7. 7.-	With an iron-sulfur protein as acceptor.
1. 7.99.-	With other acceptors.
1. 8. -.-	Acting on a sulfur group of donors.
1. 8. 1.-	With NAD(+) or NADP(+) as acceptor.
1. 8. 2.-	With a cytochrome as acceptor.
1. 8. 3.-	With oxygen as acceptor.
1. 8. 4.-	With a disulfide as acceptor.
1. 8. 5.-	With a quinone or similar compound as acceptor.

1. 8. 7.- With an iron-sulfur protein as acceptor.
1. 8.99.- With other acceptors.
1. 9. -.- Acting on a heme group of donors.
1. 9. 3.- With oxygen as acceptor.
1. 9. 6.- With a nitrogenous group as acceptor.
1. 9.99.- With other acceptors.
1.10. -.- Acting on diphenols and related substances as donors.
1.10. 1.- With NAD(+) or NADP(+) as acceptor.
1.10. 2.- With a cytochrome as acceptor.
1.10. 3.- With oxygen as acceptor.
1.10.99.- With other acceptors.
1.11. -.- Acting on a peroxide as acceptor (peroxidases).
1.12. -.- Acting on hydrogen as donor.
1.12. 1.- With NAD(+) or NADP(+) as acceptor.
1.12. 2.- With a cytochrome as acceptor.
1.12.99.- With other acceptors.
1.13. -.- Acting on single donors with incorporation of molecular oxygen.
1.13.11.- With incorporation of two atoms of oxygen.
1.13.12.- With incorporation of one atom of oxygen.
1.13.99.- Miscellaneous (requires further characterization).
1.14. -.- Acting on paired donors with incorporation of molecular oxygen.
1.14.11.- With 2-oxoglutarate as one donor, and incorporation of one atom
1.14.12.- With NADH or NADPH as one donor, and incorporation of two atoms
1.14.13.- With NADH or NADPH as one donor, and incorporation of one atom
1.14.14.- With reduced flavin or flavoprotein as one donor, and
1.14.15.- With a reduced iron-sulfur protein as one donor, and
1.14.16.- With reduced pteridine as one donor, and incorporation of one
1.14.17.- With ascorbate as one donor, and incorporation of one atom of
1.14.18.- With another compound as one donor, and incorporation of one
1.14.99.- Miscellaneous (requires further characterization).
1.15. -.- Acting on superoxide radicals as acceptor.
1.16. -.- Oxidizing metal ions.
1.16. 1.- With NAD(+) or NADP(+) as acceptor.
1.16. 3.- With oxygen as acceptor.
1.17. -.- Acting on -CH(2) groups.
1.17. 1.- With NAD(+) or NADP(+) as acceptor.
1.17. 3.- With oxygen as acceptor.
1.17. 4.- With a disulfide as acceptor.
1.17.99.- With other acceptors.
1.18. -.- Acting on reduced ferredoxin as donor.
1.18. 1.- With NAD(+) or NADP(+) as acceptor.
1.18. 6.- With dinitrogen as acceptor.
1.18.99.- With H(+) as acceptor.
1.19. -.- Acting on reduced flavodoxin as donor.
1.19. 6.- With dinitrogen as acceptor.
1.97. -.- Other oxidoreductases.
2. -. -.- Transferases.
2. 1. -.- Transferring one-carbon groups.
2. 1. 1.- Methyltransferases.
2. 1. 2.- Hydroxymethyl-, formyl- and related transferases.
2. 1. 3.- Carboxyl- and carbamoyltransferases.
2. 1. 4.- Amidinotransferases.
2. 2. -.- Transferring aldehyde or ketone residues.
2. 3. -.- Acyltransferases.
2. 3. 1.- Acyltransferases.
2. 3. 2.- Aminoacyltransferases.
2. 4. -.- Glycosyltransferases.
2. 4. 1.- Hexosyltransferases.
2. 4. 2.- Pentosyltransferases.
2. 4.99.- Transferring other glycosyl groups.
2. 5. -.- Transferring alkyl or aryl groups, other than methyl groups.
2. 6. -.- Transferring nitrogenous groups.
2. 6. 1.- Transaminases (aminotransferases).
2. 6. 3.- Oximinotransferases.

2. 6.99.- Transferring other nitrogenous groups.

2. 7. -.- Transferring phosphorous-containing groups.

2. 7. 1.- Phosphotransferases with an alcohol group as acceptor.

2. 7. 2.- Phosphotransferases with a carboxyl group as acceptor.

2. 7. 3.- Phosphotransferases with a nitrogenous group as acceptor.

2. 7. 4.- Phosphotransferases with a phosphate group as acceptor.

2. 7. 6.- Diphosphotransferases.

2. 7. 7.- Nucleotidyltransferases.

2. 7. 8.- Transferases for other substituted phosphate groups.

2. 7. 9.- Phosphotransferases with paired acceptors.

2. 8. -.- Transferring sulfur-containing groups.

2. 8. 1.- Sulfurtransferases.

2. 8. 2.- Sulfotransferases.

2. 8. 3.- CoA-transferases.

2. 9. -.- Transferring selenium-containing groups.

3. -. -.- Hydrolases.

3. 1. -.- Acting on ester bonds.

3. 1. 1.- Carboxylic ester hydrolases.

3. 1. 2.- Thiolester hydrolases.

3. 1. 3.- Phosphoric monoester hydrolases.

3. 1. 4.- Phosphoric diester hydrolases.

3. 1. 5.- Triphosphoric monoester hydrolases.

3. 1. 6.- Sulfuric ester hydrolases.

3. 1. 7.- Diphosphoric monoester hydrolases.

3. 1. 8.- Phosphoric triester hydrolases.

3. 1.11.- Exodeoxyribonucleases producing 5'-phosphomonoesters.

3. 1.13.- Exoribonucleases producing 5'-phosphomonoesters.

3. 1.14.- Exoribonucleases producing other than 5'-phosphomonoesters.

3. 1.15.- Exonucleases active with either ribo- or deoxyribonucleic acid

3. 1.16.- Exonucleases active with either ribo- or deoxyribonucleic acid

3. 1.21.- Endodeoxyribonucleases producing 5'-phosphomonoesters.

3. 1.22.- Endodeoxyribonucleases producing other than 5'-phosphomonoesters.

3. 1.25.- Site-specific endodeoxyribonucleases specific for altered bases.

3. 1.26.- Endoribonucleases producing 5'-phosphomonoesters.

3. 1.27.- Endoribonucleases producing other than 5'-phosphomonoesters.

3. 1.30.- Endonucleases active with either ribo- or deoxyribonucleic acid

3. 1.31.- Endonucleases active with either ribo- or deoxyribonucleic acid

3. 2. -.- Glycosidases.

3. 2. 1.- Hydrolysing O-glycosyl compounds.

3. 2. 2.- Hydrolysing N-glycosyl compounds.

3. 2. 3.- Hydrolysing S-glycosyl compounds.

3. 3. -.- Acting on ether bonds.

3. 3. 1.- Thioether hydrolases.

3. 3. 2.- Ether hydrolases.

3. 4. -.- Acting on peptide bonds (peptide hydrolases).

3. 4.11.- Aminopeptidases.

3. 4.13.- Dipeptidases.

3. 4.14.- Dipeptidyl-peptidases and tripeptidyl-peptidases.

3. 4.15.- Peptidyl-dipeptidases.

3. 4.16.- Serine-type carboxypeptidases.

3. 4.17.- Metallocarboxypeptidases.

3. 4.18.- Cysteine-type carboxypeptidases.

3. 4.19.- Omega peptidases.

3. 4.21.- Serine endopeptidases.

3. 4.22.- Cysteine endopeptidases.

3. 4.23.- Aspartic endopeptidases.

3. 4.24.- Metalloendopeptidases.

3. 4.99.- Endopeptidases of unknown catalytic mechanism.

3. 5. -.- Acting on carbon-nitrogen bonds, other than peptide bonds.

3. 5. 1.- In linear amides.

3. 5. 2.- In cyclic amides.

3. 5. 3.- In linear amidines.

3. 5. 4.- In cyclic amidines.

3. 5. 5.- In nitriles.

3. 5.99.- In other compounds.
3. 6. -.- Acting on acid anhydrides.
3. 6. 1.- In phosphorous-containing anhydrides.
3. 6. 2.- In sulfonyl-containing anhydrides.
3. 7. -.- Acting on carbon-carbon bonds.
3. 7. 1.- In ketonic substances.
3. 8. -.- Acting on halide bonds.
3. 8. 1.- In C-halide compounds.
3. 9. -.- Acting on phosphorus-nitrogen bonds.
3.10. -.- Acting on sulfur-nitrogen bonds.
3.11. -.- Acting on carbon-phosphorus bonds.
3.12. -.- Acting on sulfur-sulfur bonds.
4. -. -.- Lyases.
4. 1. -.- Carbon-carbon lyases.
4. 1. 1.- carboxy-lyases.
4. 1. 2.- Aldehyde-lyases.
4. 1. 3.- Oxo-acid-lyases.
4. 1.99.- Other carbon-carbon lyases.
4. 2. -.- Carbon-oxygen lyases.
4. 2. 1.- Hydro-lyases.
4. 2. 2.- Acting on polysaccharides.
4. 2.99.- Other carbon-oxygen lyases.
4. 3. -.- Carbon-nitrogen lyases.
4. 3. 1.- Ammonia-lyases.
4. 3. 2.- Amidine-lyases.
4. 3. 3.- Amine-lyases.
4. 3.99.- Other carbon-nitrogen-lyases.
4. 4. -.- Carbon-sulfur lyases.
4. 5. -.- Carbon-halide lyases.
4. 6. -.- Phosphorus-oxygen lyases.
4.99. -.- Other lyases.
5. -. -.- Isomerases.
5. 1. -.- Racemases and epimerases.
5. 1. 1.- Acting on amino acids and derivatives.
5. 1. 2.- Acting on hydroxy acids and derivatives.
5. 1. 3.- Acting on carbohydrates and derivatives.
5. 1.99.- Acting on other compounds.
5. 2. -.- Cis-trans-isomerases.
5. 3. -.- Intramolecular oxidoreductases.
5. 3. 1.- Interconverting aldoses and ketoses.
5. 3. 2.- Interconverting keto- and enol- groups.
5. 3. 3.- Transposing C==C groups.
5. 3. 4.- Transposing S-S bonds.
5. 3.99.- Other intramolecular oxidoreductases.
5. 4. -.- Intramolecular transferases (mutases).
5. 4. 1.- Transferring acyl groups.
5. 4. 2.- Phosphotransferases (phosphomutases).
5. 4. 3.- Transferring amino groups.
5. 4.99.- Transferring other groups.
5. 5. -.- Intramolecular lyases.
5.99. -.- Other isomerases.
6. -. -.- Ligases.
6. 1. -.- Forming carbon-oxygen bonds.
6. 1. 1.- Ligases forming aminoacyl-tRNA and related compounds.
6. 2. -.- Forming carbon-sulfur bonds.
6. 2. 1.- Acid--thiol ligases.
6. 3. -.- Forming carbon-nitrogen bonds.
6. 3. 1.- Acid--ammonia (or amine) ligases (amide synthases).
6. 3. 2.- Acid--amino-acid ligases (peptide synthases).
6. 3. 3.- Cyclo-ligases.
6. 3. 4.- Other carbon--nitrogen ligases.
6. 3. 5.- Carbon--nitrogen ligases with glutamine as amido-N-donor.
6. 4. -.- Forming carbon-carbon bonds.
6. 5. -.- Forming phosphoric ester bonds.

بناء الإنزيمات في الخلية وتوزيعها Enzyme Synthesis and Distribution

إن عملية بناء الإنزيمات تتحكم بها المورثات (الجينات Genes) (سيطرة مورث أو أكثر) وبيئة الكائن الغذائية وحالته الأيضية. وقد استدل على ذلك بمختلف التجارب مثل استنباط السلالات الطافرة أو تزويد وسط الكائن بمواد أو حرمانه من أخرى. فعلى سبيل المثال، إن تعريض بعض أنواع نيوروسبورا *Neurospora* spp. إلى الأشعة السينية ينتج سلالات طافرة تفشل في بناء الحامض الأميني تربتوفان Tryptophan الذي كان يُبنى بشكل عادي في الفطر غير الطافر. وقد اتضح أن المورثات المسؤولة عن بناء هذا الحامض الأميني قد تغيرت خصائصها والتي جعلتها غير قادرة على إنتاج هذا الحامض الأميني. كما استطاع بعض العلماء أيضاً من تعجيل بناء إنزيمات معينة بإضافة مواد خاصة إلى بيئة ووسط غذاء بعض أنواع البكتريا.

إن عملية بناء الإنزيمات مستمرة في الكائن الحي مع استمرار نمو وحياة ذلك الكائن وأنها في حالة اتزان مابين عمليات البناء والهدم. ومن الجدير بالملاحظة أن *الإنزيمات غير موزعة بانتظام* في خلايا النبات فقليل منها موجود في جدر الخلايا أو الفجوات لكن النسبة الكبيرة من الإنزيمات توجد في السايتوبلازم والعضيات الخلوية المهمة مثل النواة والبلاستيدات والمايتوكوندريا وجهاز جولجي والشبكة الإندوبلازمية وغيرها. وتؤدي الإنزيمات أدواراً مهمة في الفعاليات الخلوية المختلفة من عمليات بناء وأكسدة وغيرها في تلك العضيات. كما أن هناك نوع من التوزيع على مستوى جسم الكائن الحي فبعضها موجود في الأوراق والبعض الآخر في السيقان أو في الجذور أو البذور ... إلخ. وتفصل الأغشية البلازمية الخلوية بين الإنزيم ومادة تفاعله، لكن ثمة حقيقة في الأنسجة النباتية التي تكون غنية بمادة تفاعل معينة تكون غنية بالإنزيم الذي يحلل هذه المادة والعكس بالعكس. وهناك نوعان من الإنزيمات فيما يخص طريقة سيرها وسلوكها إلى مواد تفاعلها، فهناك الإنزيمات الداخلية Endoenzymes التي تبنى وتؤثر في الخلايا نفسها والإنزيمات الخارجية Exoenzymes التي تقوم خلايا معينة بإفرازها وتنتقل بعد ذلك إلى خلايا أخرى كي تؤثر في مواد تفاعلها. *أما في النباتات الراقية* فإن معظم الإنزيمات هي في حقيقتها إنزيمات داخلية عدا بعض الحالات في النباتات آكلة الحشرات وكذلك في بذور النجيليات حيث يُنقل الجبريلين Gibberellin من الجنين إلى الطبقة الأليرونية لاستحثاث بناء إنزيمات الأميليز التي تنتقل إلى السويداء Endosperm (الإندوسبرم) لإنجاز عملية التحلل المائي للنشا لتسهيل وتعجيل نمو الجنين.

فصل الإنزيمات وتنقيتها Isolation and Purification of Eznymes

هناك عدد من الطرق العامة لفصل وتنقية الإنزيمات:

أ - الاستخلاص Extraction

إن معظم الإنزيمات تتكون داخل الخلية ولاتنفذ عبر الأغشية البلازمية وبالتالي فإن عملية الاستخلاص لابد وأن تبدأ بعملية تحطيم الأغشية أولاً وبعدها تستخدم مذيبات مثل الماء أو الجليسيرين أو المحاليل المنظمة Buffer solutions ذات التركيزات المختلفة وتركيز أيون الهيدروجين خاص لكل محلول. ويعتمد ذلك على نوع الإنزيم المراد استخلاصه، ويمكن تلخيص عدد من الوسائل لتحطيم وتمزيق الأغشية البلازمية:

١- طحن وسحق الأنسجة النباتية مع الرمل الناعم النقي والنظيف.

٢- يمكن استعمال أجهزة خاصة مثل الخلاطة الكهربائية Homogenizer إذا كانت الأنسجة طرية.

٣- يمكن تمزيق وتعطيل عمل الأغشية البلازمية لتسهيل نفاذ محتويات الخلايا ومن ضمنها الإنزيمات قيد الدراسة. ويمكن إنجاز ذلك باستعمال المواد السامة أو المخدرة مثل الأسيتون والكحول والكلوروفورم. ولابد من الحذر في استعمال هذه المواد لأنها تؤثر على الإنزيم نفسه.

٤- يمكن تحطيم الأغشية البلازمية بواسطة الموجات فوق الصوتية Ultrasonification.

٥- تستخلص الإنزيمات باستعمال محاليل منظمة Buffer solutions تحوي على مركبات مختزلة للحفاظ على الإنزيمات قيد الدراسة من الأكسدة بواسطة إنزيمات أكسدة موجودة في الوسط. وبهذا الصدد لابد وأن تكون المحاليل المنظمة منخفضة التركيز ذلك أن التركيزات العالية من شأنها أن ترسب الإنزيمات أو تؤثر سلباً في فعالياتها الحيوية. ويمكن التخلص من المواد غير المذابة بواسطة الترشيح Filtration أو بواسطة عملية الطرد المركزي Centrifugation.

٦- تحطيم الأغشية قد يكون بواسطة عملية التحلل الذاتي Autolysis حيث تُحفظ الأنسجة تحت طبقة من التولوين Toluene لمنع نمو الكائنات الحية الدقيقة وبعد فترة يموت البروتوبلازم وتتحلل الأغشية البلازمية.

وفي كل من تلك الحالات فإن الإنزيمات تكون مختلطة بشوائب كثيرة من مواد ذائبة وبالتالي لابد من تنقيتها وتركيزها.

ب - التركيز والتنقية Concentration and Purification

تتفاوت درجات التركيز والتنقية حسب الهدف الذي من أجله تُجرى تلك العملية.

وأن المستحضرات الإنزيمية بعد عملية الاستخلاص تحوي شوائب كثيرة قد تكون بشكل إنزيمات أخرى أو مركبات عضوية ولاعضوية. وهناك عدد من الطرق للحصول على إنزيمات ذات درجة عالية من النقاوة وبصورة عامة يمكن استعمال وسائل التبخير تحت درجة حرارة وضغط منخفضين أو الترسيب بواسطة مواد كيمياوية عضوية ولاعضوية. ولابد من تجنب تأثير تلك المواد أو الظروف على فعالية وخصائص الإنزيمات المدروسة. كما يمكن جمع الإنزيمات المترسبة بواسطة الترشيح أو بالطرد المركزي Centrifugation أو بالتجفيف التجميدي Lyophilization (التجفيف بطريقة التخلخل الضغطي ودرجة حرارة منخفضة). وفيما يلي أهم الطرق المستعملة للحصول على إنزيمات ذات درجة عالية من النقاوة:

١- ترسيب الإنزيم Precipitation of Enzyme

يمكن استعمال تركيزات معينة من كبريتات الأمونيوم لترسيب الإنزيمات. وعندما يكون المستخلص حاوياً على عدد من الإنزيمات مختلفة الوزن الجزيئي فإن كل إنزيم يترسب عند تركيز معين. فعلى سبيل المثال تترسب الإنزيمات ذات الوزن الجزيئي الكبير عند التركيزات المخففة بعكس الإنزيمات ذات الوزن الجزيئي الصغير فإنها تحتاج تركيزات عالية من كبريتات الأمونيوم.

٢- طريقة الامتزاز (التجمع السطحي) التفاضلي

Differential Adsorption

تستخدم في هذه الطريقة خاصية الامتزاز Adsorption في تنقية الإنزيمات حيث تستعمل لهذا الغرض مواد ذات خصائص غروانية مثل مسحوق الفحم أو هيدروكسيد الألومنيوم. وهذه المواد تجمع الإنزيمات المختلفة على سطوحها بدرجات متفاوتة. وباستعمال مواد تحل محلها أو بوساطة محاليل مناسبة أو بتغيير الرقم الهيدروجيني pH للوسط يمكن إطلاق تلك الإنزيمات. ويتم بعد ذلك تركيز المستخلص وتفصل الإنزيمات بالتبلور.

٣- طريقة الفصل الكروماتوجرافي بالمنخل الجزيئي

Molecular Sieve Chromatography

ويستخدم في هذه الطريقة عمود زجاجي يحوي مادة معينة كربوهيدراتية متعددة تشكل تركيب شبكي تسمى سفادوكس Sphadox، كما يمكن استعمال نوع من الجل

Polacrylamide gel والذي يشكل حبات صغيرة. وهذه المواد تعمل عمل منخل جزيئي Molecular sieve الذي يفصل أنواع مختلفة من البروتينات تبعاً لحجومها. يوضع البروتين في أعلى العمود الزجاجي ويمرر خلال مكوناتها الدقيقة، حيث تنتشر الجزيئات الصغيرة للمحلول الخليط خلال الحبيبات الغروية الصغيرة وتلتصق بها. أما الجزيئات الكبيرة فإنها تتحرك نزولاً خلال العمود. تجمع أجزاء من المحلول النازل في فترات مختلفة وهي حاوية على أحجام مختلفة من الجزيئات.

٤- طريقة الهجرة الكهربائية (الفصل بالتيار الكهربائي) Electrophoresis

وتعتمد هذه الطريقة على اختلاف الشحنات الكهربائية تبعاً لاختلاف الرقم الهيدروجيني pH. وهناك عدد من الطرق لإنجاز عملية تنقية البروتين بهذه الطريقة فيمكن استخدام أنبوبة بشكل حرف U. ويوضع قطبان سالب وموجب في كل من ذراعيها وذلك بعد وضع المحلول البروتيني ووضع المحلول المنظم Buffer فوقه بدقة وحذر ويضبط الرقم الهيدروجيني عند ٧ - ٤ر٧. يتحرك البروتين السالب الشحنة باتجاه القطب الموجب والبروتين الموجب الشحنة باتجاه القطب السالب. أما البروتين المتعادل (عديم الشحنة) فإنه لايتحرك. وتفحص البروتينات بشكل منفرد بعد إيقاف التيار الكهربائي وإزالة طبقات من المواد المتراكمة على القطبين وتفحص بعد ذلك أنواع من البروتينات (الإنزيمات).

٥- طريقة الفصل الغشائي Dialysis

يمكن إزالة الشوائب الجزيئية والأيونية بهذه الطريقة حيث يوضع محلول البروتينات بشكل مستخلص غير نقي Crude extract داخل غشاء سلوفان. ويلاحظ أن الجزيئات الصغيرة تخرج من هذا الغشاء بينما يبقى البروتين ذو الجزيئات الكبيرة والذي يمكن بلورته فيما بعد.

٦- طريقة الكروماتوجرافي العمودي Column Chromatography

أو تسمى Ion - Exchange Chromatography

وهي طريقة أخرى لعزل البروتينات حيث هناك بعض المواد التي لها قابلية جذب البروتين وجعله يلتصق بها. وفي الحقيقة بأن هذه الطريقة مبنية على تبادل الأيونات Ion exchanges. وهناك نوعان من هذه المواد:

أ - Diethyl aminoethyl cellulose (DIAE): والمشحونة بشحنة موجبة وترتبط بها

البروتينات ذات الشحنة السالبة. وبصورة أدق فإن مجاميع الكربوكسيل المتأينة الموجودة في البروتينات تلتصق بهذه المادة.

ب - Carboxymethyl Cellulose (CM-Cellulose) وهذه عادة مشحونة بشحنة سالبة وترتبط بالتالي بالبروتين المشحون بالشحنة الموجبة. فعلى سبيل المثال فإن مجموعة NH_3^+ (Protonated amine) الموجودة في البروتين تلتصق بهذه المادة.

٧- الطرد المركزي الفائق Ultracentrifugation

يمكن تسليط طرد مركزي كبير حيث تترسب البروتينات ولكن يعتمد ذلك على شكل وحجم البروتينات. فالبروتينات ذات الوزن الجزيئي الكبير تترسب أولاً وعند سرعة معينة، يليها البروتينات ذات الوزن الجزيئي الأقل ... وهكذا.

وهناك خطوات أخرى لغرض الوصول بالبروتين إلى حالة نقية يمكن الاعتماد عليها ومن أهم تلك الطرق عمليات البلورة Crystallization.

الفصل التاسع

البناء الضوئي
Photosynthesis

تعتمد الحياة على وجه الأرض بدرجة أساسية على الطاقة المستمدة من الشمس. وعملية البناء الضوئي هي العملية الوحيدة ذات الأهمية الأحيائية التي بمقدورها الاستفادة من هذه الطاقة. وأن الجزء الأعظم من مصادر الطاقة على الأرض قد نتجت من نشاط عملية البناء الضوئي، وهذه إما أن تكون حديثة العهد (الكتلة الحية Biomass) أو قديمة العهد (الوقود المتحجر أو الأحفورية Fossil fuels) . ويعني مصطلح بناء ضوئي Photosynthesis بناء باستعمال الضوء. وكما سيتضح لاحقاً فإن الكائنات بنائية الضوء Photosynthetic organisms تستخدم الطاقة الشمسية لبناء مركبات عضوية والتي لايمكن أن تتكون بدون استخدام طاقة. وأن الطاقة المخزونة في تلك الجزيئات يمكن أن تُستغل فيما بعد لتسهيل العمليات الحيوية في النبات. كما أنها تفيد كمصدر طاقة لكافة أشكال الحياة.

إن عناصر عملية البناء الضوئي معروفة وهي الماء وثاني أكسيد الكربون بوجود الضوء والكلوروفيل.

$$6\,CO_2 + 12\,H_2O \longrightarrow C_6H_{12}O_6 + 6H_2O + 6O_2$$

الضوء Light

الضوء في عملية البناء الضوئي هو ضوء الشمس وهو مصدر الطاقة على الأرض، حيث أن مجمل الطاقة متأتية من عملية البناء الضوئي التي تستثمر الطاقة الضوئية وتحولها إلى طاقة كيميائية ضمن مركبات عضوية معقدة مثل الكربوهيدرات وغيرها.

والضوء، في حقيقته، هو موجات كهرومغناطيسية Electromagnetic waves والتي تتألف من جسيمات تسمى ضوئيات أو فوتونات أو كوانتات Photons or quanta. وتختلف طاقة هذه الجسيمات باختلاف طول الموجه الضوئية. وهذه الطاقة هي التي تحدد لون

الضوء. وتُقاس الطاقة الضوئية من العلاقة:

طاقة الجسيم الضوئي	E	$E = h\upsilon$
تردد أو تكرار الإشعاع	υ	
ثابت بلانك	h	(Planck's Constant)
		6.624×10^{-27} erg sec^{-1}
	أو	1.583×10^{-27} cal sec^{-1}
	أو	6.624×10^{-34} J sec^{-1}

ويقاس التردد طبقاً للمعادلة $\upsilon = \frac{c}{\lambda}$

حيث υ = التردد ، c = سرعة الضوء ويساوي:

2.998×10^{10} cm sec $^{-1}$ أو

3×10^{8} m sec^{-1}

الطول الموجي للجسيم الضوئي (الفوتون) λ

وعليه فإن طاقة الفوتون تُحسب وفق المعادلة أعلاه. وبما أن كل من c, h ثابت، فإن طاقة الفوتون تحسب بسهولة لأي طول موجي. والمثال الآتي يمثل محتوى الطاقة للضوء الأحمر بطول موجي ٦٦٠ نانومتر (٦ر٦ x ١٠$^{-٧}$ متر):

$$E_q = \frac{hc}{\lambda} \qquad Eq = \text{طاقة الفوتون}$$

$$= \frac{(6.624 \times 10^{-34} \text{ J sec}^{-1} \text{ photon}^{-1})(3 \times 10^{8} \text{ m sec}^{-1})}{6.6 \times 10^{-7} \text{ m}}$$

$$E_q = 3.01 \times 10^{-19} \text{ J photon}^{-1}$$

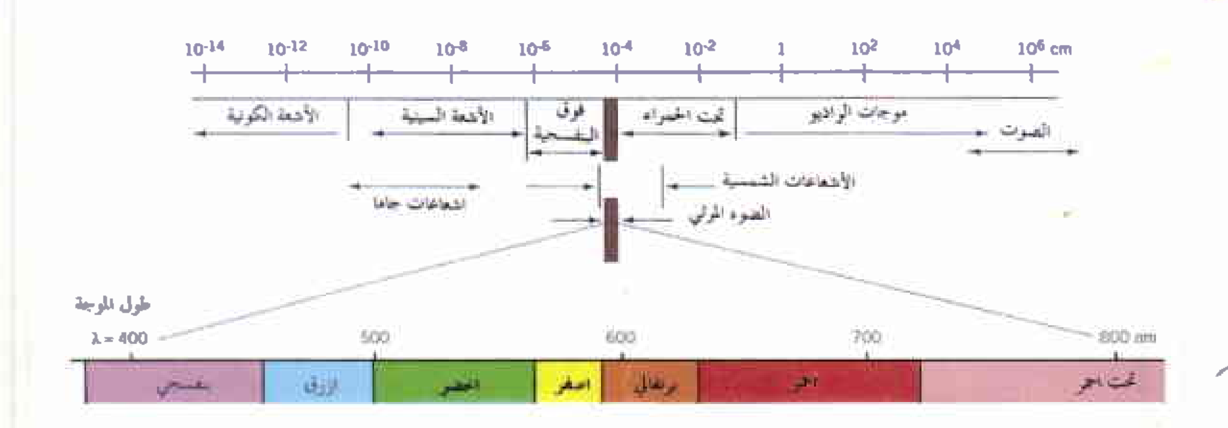
وهكذا بالنسبة للضوء الأزرق بطول موجي ٤٣٥ نانومتر (٣٥ر٤ x ١٠$^{-٧}$ متر) حيث تكون طاقة الفوتون :

$$E_q = 4.56 \times 10^{-19} \text{ J photon}^{-1}$$

الأرقام أعلاه تدل على قيمة طاقة الفوتون الواحد. وبما أن القيمة صغيرة جداً فإنه يمكن ضرب القيم x عدد افوكادرو (6.023×10^{23} photons mol^{-1}). وهذا يعطي مقدار الطاقة في جزيء جرامي (مول) من الفوتونات. وتصبح القيم أعلاه 181 kJ mol^{-1} للضوء الأحمر و 274 kJ mol^{-1} للضوء الأزرق.

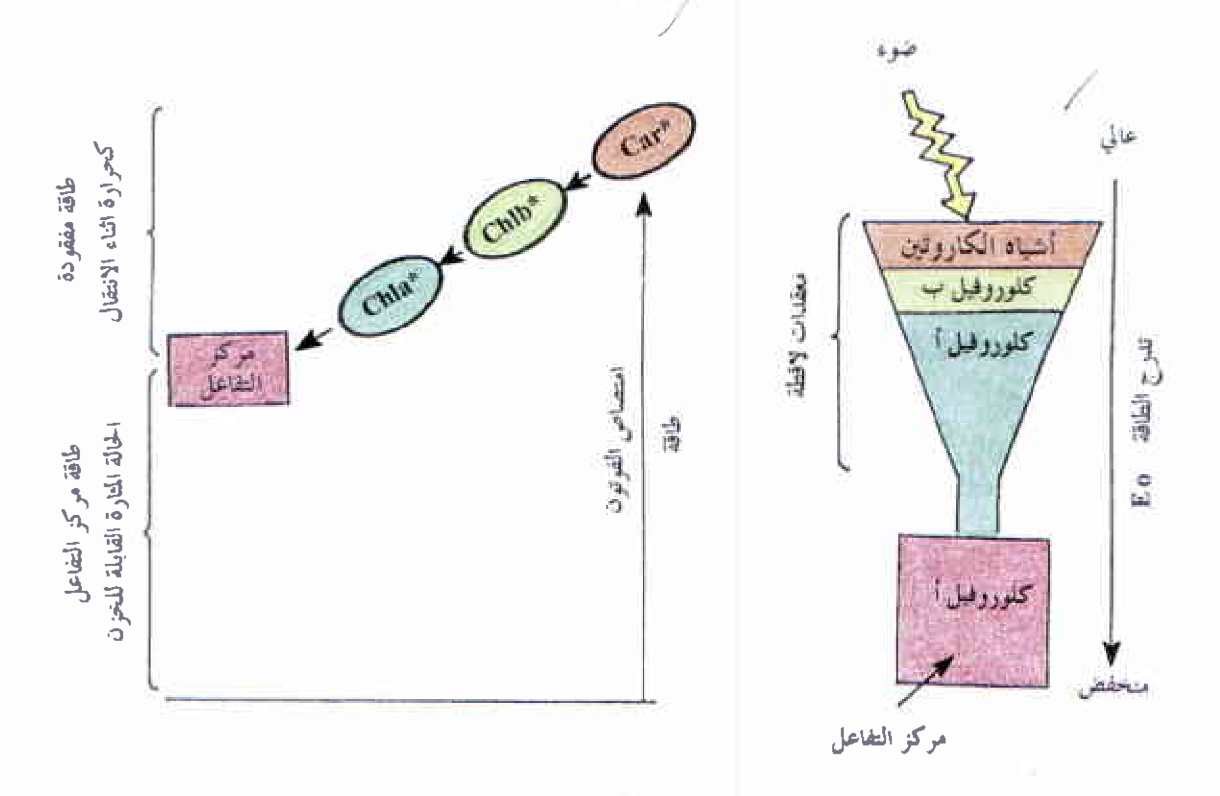
إن مبدأ جزيء جرامي من الفوتونات أكثر فائدة من التعامل مع فوتونات منفردة، حيث أن جزيء جرامي من الفوتونات لطول موجي معين مطلوب لإثارة جزيء جرامي من جزيئات الصبغة. وكما هو معروف بأنه عند تقدير كمية الطاقة الضوئية التي تمتصها المادة فإنها تقدر بما يمتصه الجزيء جرامي من المادة. وهكذا يمكن القول بأنه يبلغ مايمتصه مول من المادة عدد من الفوتونات يساوي ٦٫٠٢٣ x ١٠^٢٣ (عدد افوكادرو).

إن الإشعاع الشمسي هو جزء من الطيف الكهرومغناطيسي الذي يقسم حسب الطول الموجي إلى مناطق منها الأشعة الكونية وأشعة جاما والأشعة السينية وفوق البنفسجية والضوء المرئي وتحت الحمراء والموجات الدقيقة وموجات الراديو (شكل ٩-١). وأن محتوى الطاقة في الفوتونات يتناسب عكسياً مع الطول الموجي بمعنى أن إشعاع الطول الموجي القصير تكون فوتوناته ذات محتوى عالي للطاقة مما للإشعاع ذو الطول الموجي الطويل. فالفوتونات عالية الطاقة مثل الأشعة فوق البنفسجية تكون خطرة على الخلية لأنها يمكن أن تكسر جزيئات عضوية في الخلية، بينما الفوتونات منخفضة الطاقة ذات الموجات الطويلة مثل الأشعة تحت الحمراء فإنها لاتضر الخلايا لأنها فقط تزيد من الطاقة التذبذبية أو الدورانية Vibrational or Rotational energy للجزيئات ولاتكسر الروابط. وأن عملية البناء الضوئي يمكنها أن تستثمر جزء من الطيف الكهرومغناطيسي في منطقة الضوء المرئي. وتمتلك فوتونات الضوء المرئي الكمية الكافية من الطاقة لتحفيز وتهييج الالكترونات إلى مدار الكتروني أعلى دون الأضرار بالخلية. وتقوم صبغات عملية البناء الضوئي بامتصاص جزء من الطيف الضوئي حيث تتباين أطياف الامتصاص لتلك الصبغات بين ٤٠٠ - ٨٠٠ نانومتر تقريباً. وأن الطاقة الممتصة من قبل صبغات الاستشعار (الصبغات المساعدة كما سيرد لاحقاً) تصب باتجاه مركز التفاعل وذلك بوساطة مجموعة متسلسلة من الصبغات ذات امتصاص أقصى عند الطيف الأحمر (شكل ٩-٢).



شكل (٩-١)

الطيف الكهرومغناطيسي والأطوال الموجية



شكل (٩-٢)

امتصاص مختلف الصبغات للطاقة الضوئية بالتدريج من الطيف الأزرق إلى الطيف الأحمر حيث مركز التفاعل

ويمكن وصف امتصاص وانبعاث الضوء من قبل جزيئات الكلوروفيل (أنظر أدناه) حسب الشكل (٩-٣). إن امتصاص الضوء الأزرق يثير الكلوروفيل إلى مستوى طاقي عالي مما لامتصاص الضوء الأحمر ذلك إن طاقة الفوتونات تكون عالية عندما تكون موجاتها قصيرة. وفي الحقيقة بأن الكلوروفيل في هذه الحالة غير مستقر ويعطي طاقته إلى الوسط المحيط كحرارة ويدخل المستوى الطاقي الأقل حيث يبقى مستقراً لفترة جداً قصيرة (10^{-9} ثانية). وحينما يصل الكلوروفيل إلى تلك الحالة فهناك عدة مسارات محتملة ممكن من خلالها يتخلص من طاقته المتاحة:

١- يعيد بث الفوتونات حيث يعود إلى حالة الخمود Ground state بطريقة تسمى اللصف Fluorescence. وفي هذه الحالة فإن الطول الموجي للصف يكون، عموماً، أطول من الطول الموجي للامتصاص إلى ذات الحالة الالكترونية ذلك أن جزء من طاقة التحفيز تتحول إلى حرارة قبل بث الفوتونات اللاصفة.

٢- التحول إلى حالة الخمود بفقد حرارة عندما لايكون هناك بث للفوتونات.

٣- إستعمال طاقة الحالة المثارة في تفاعلات كيميائية وهذا ما يحصل في تفاعلات الضوء كما سيلي ذكره. ويحصل ذلك بسرعة متناهية والتي تعد من أسرع التفاعلات المعروفة.

٤- يمكن أن تعود الجزيئات المثارة أو المتهيجة إلى نوع آخر من حالات الإثارة تسمى الحالة الثلاثية Triple state. وتختلف هذه الحالة عن الحالة الفردية المنخفضة في دوران الالكترونات، فعندما يوضع الالكترون في مستوى طاقي في الحالة المثارة الفردية بواسطة امتصاص فوتون ضوئي فإنه في بعض الأحيان يعكس اتجاه دورته (يدور بشكل معاكس Spin reversed). وهذا الالكترون المثار لايعود إلى رفيقه وبالتالي يقال عنه بأنه قد اصطيد Trapped عند مستوى طاقي عالي وبالتالي توصف هذه الحالة بالحالة المثارة الثلاثية. ويكون الالكترون في هذه الحالة في مستوى طاقي أقل من الحالة المثارة المنخفضة (الفردية). ويمكن أن يعود الالكترون إلى حالة الخمود عندما يعطي الطاقة الزائدة بشكل اشعاع وتسمى العملية بالتفسفر Phosphorescence وهي عملية تأخذ وقتاً طويلاً نسبياً حيث تستغرق $١٠^{-٣}$ ثانية.

وفي العالم الأحيائي النباتي فإن الطاقة تنتقل بين جزيئات الصبغات فيما يسمى بالرنين المستحث Inductive resonance أو النقل غير الإشعاعي Radiationless transfer. وهذا الانتقال يمكن أن يحصل بكفاءة عالية لكن ذلك يحتاج إلى جزيئات متراصة. وهذه الطاقة إذا ماوصلت إلى مراكز التفاعل فإن الالكترونات تنطلق منها وتقوم مركبات خاصة باستقبالها كي تختزل كما سيلي الحديث عنها لاحقاً.

صبغات البناء الضوئي Photosynthetic Pigments

تقوم صبغات البناء الضوئي بدور أساسي في عملية البناء الضوئي حيث تمتص هذه الصبغات الطاقة الشمسية. وفي الحقيقة بأن كافة الصبغات تكون نشطة في تلك العملية وهي صبغات موجودة في البلاستيدات الخضر. وتحوي الكائنات الحية الحاوية

على صبغات البناء الضوئي على أكثر من نوع من تلك الصبغات وكل منها يقوم بوظيفة مخصصة.

الكلوروفيلات Chlorophylls

وهي صبغات خضر موجودة في النباتات والطحالب والبكتريا. ويمكن تمييز تسعة أنواع على الأقل من تلك الصبغات:

كلوروفيل أ، ب، ج، د وكلوروفيلات بكتيرية أ و ب Bacteriochlorophylls a,b وكلوروفيل كلوروبيام ٦٥٠ و ٦٦٠ Chlorobium chlorophylls 650 , 660.

وأكثر الكلوروفيلات شيوعاً هي أ، ب وتوجد في معظم الكائنات ذاتية التغذية عدا البكتريا الحاوية على الصبغات البنائية الضوئية، حيث أنها تحوي كلوروفيلات خاصة. أما كلوروفيلات ج ، د فإنها توجد بشكل خاص في الطحالب مع كلوروفيل أ مثل الطحالب البنية والذهبية والحمر.

يتكون جزيء كلوروفيل أ من بورفيرين Porphyrin الذي هو تركيب بايرول رباعي حلقي Cyclic tetrapyrrolic structure مع حلقة دائرية متماثلة Isocyclic ring التي تحيط بذرة مغنيسيوم (الشكل ٩-٤). بالإضافة إلى سلسلة فايتول Phytol chain تمتد من إحدى حلقات البايرول. وأن سلسلة الفايتول التي تكون رابطة إسترية مع مجموعة كاربوكسيل على كربون ٧ للبورفيرين عبارة عن سلسلة طويلة كارهة للماء تحوي رابطة مزدوجة واحدة. ويُعتقد أن سلسلة الفايتول تُبنى في المسار الأيضي لأشباه الكاروتين (الكاروتينويدات). وقد تكون مشتقة من فيتامين أ. وتبدو سلسلة الفايتول ممتدة إلى داخل أغشية البلاستيدة والتي تتداخل مع جزيئات دهنية كارهة للماء.

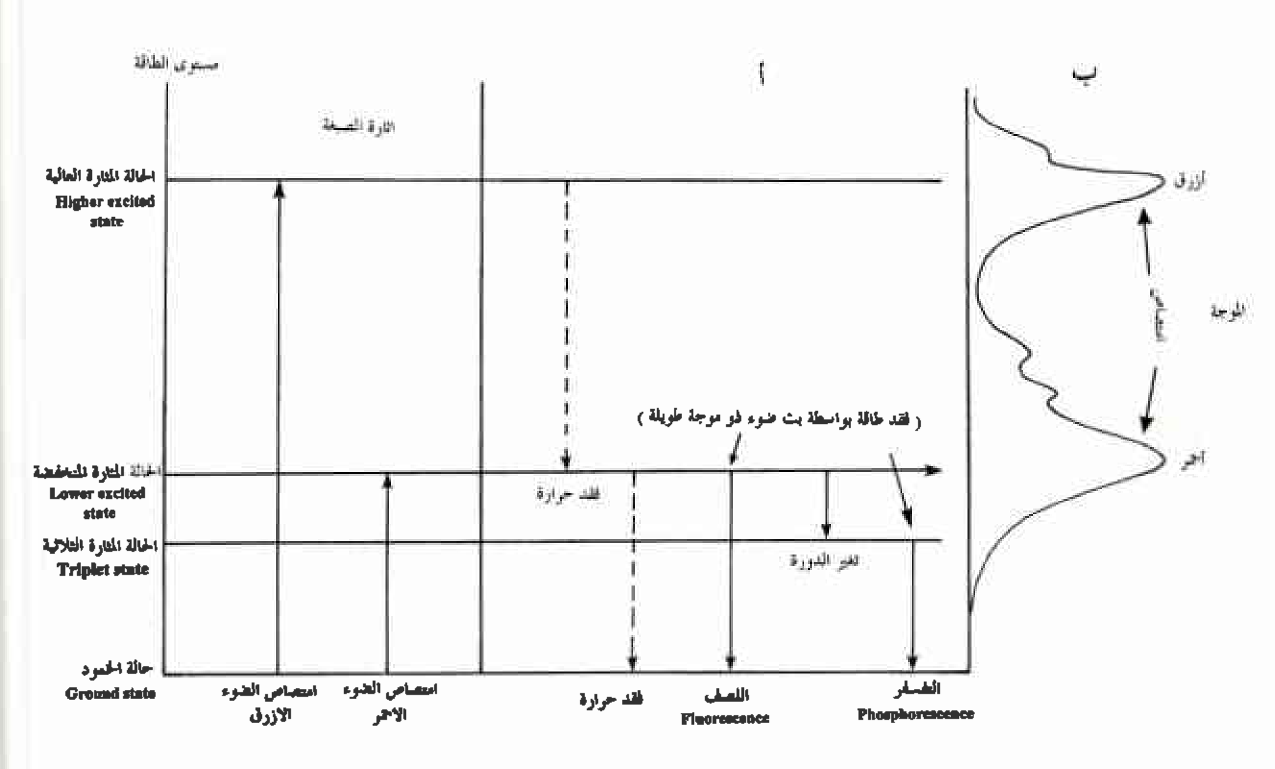
تختلف أنواع الكلوروفيلات المعروفة في الطحالب والنباتات بالشكل الآتي:

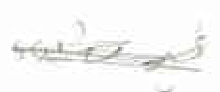
١- كلوروفيل (أ) به مجموعة ميثايل CH_3 - عند كربون (٣)

٢- كلوروفيل (ب) به مجموعة الدهايد CHO- عند كربون (٣)

٣- كلوروفيل (ج) يشبه كلورفيل (أ) عدا أن كلوروفيل (ج) ليس له سلسلة فايتول.

٤- كلوروفيل (د) يشبه كلوروفيل (أ) عدا أن كلوروفيل (د) به مجموعة - O - CHO بدلاً من $CH = CH_2$ - عند كربون (٢).





شكل (٩-٣)

إمتصاص الضوء وانبعاثه بواسطة الكلوروفيل

(أ) مخطط يوضح مستوى الطاقة

(ب) طيف الامتصاص

شكل (٩-٤)

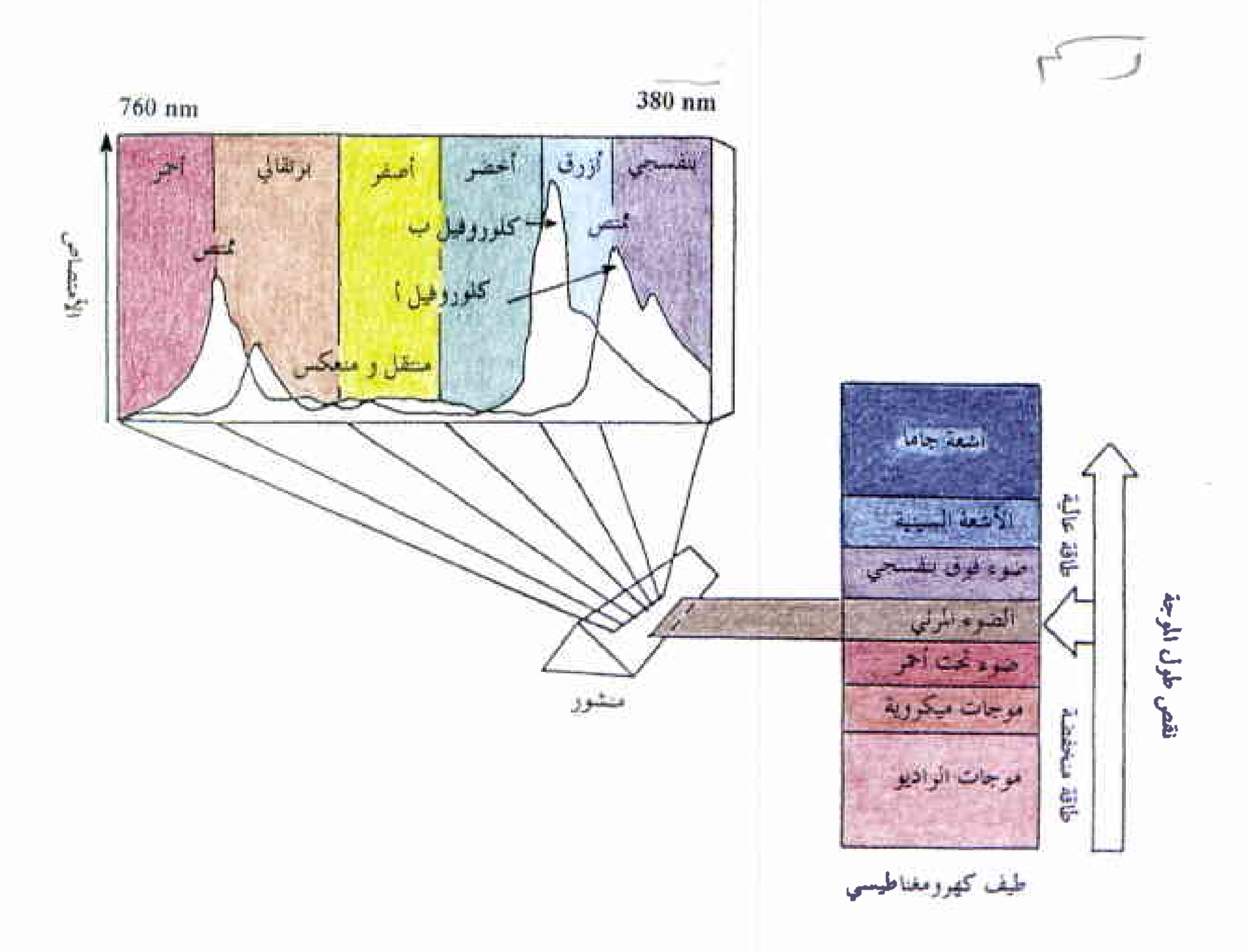
التركيب الكيميائي لجزيئة الكلوروفيل أ

وفي حالة الكلوروفيل ب فإن مجموعة CH_3 - تستبدل بالمجموعة CHO -

أما الكلوروفيل البكتيري (أ) فإنه يختلف عن كلوروفيل (أ) في أن به سلسلة Geranylgeranyl chain أو سلسلة فايتول. ويوجد $-\overset{O}{\overset{\|}{C}}-CH_3$ عند كربون ٢ بدلاً من $-CH=CH_2$. والكلوروفيل البكتيري ب يحوي إضافة إلى ذيل الفايتول ومجموعة $-\overset{O}{\overset{\|}{C}}-CH_3$ عند كربون ٢ ومجموعة CH_3- عند كربون ٣، فإنه يحوي المجموعة $=CH-CH_3$ عند كربون ٤.

إن الذي يهمنا في الوقت الحاضر هو كلوروفيل (أ) وكلوروفيل (ب) باعتبارهما الموجودين في البلاستيدات الخضر للنباتات الراقية بشكل عام. وهذه البلاستيدات توجد في الكائنات ذاتية التغذية عدا البكتريا الحاوية على الصبغات البنائية الضوئية، غير أن كلوروفيل ب يكون مفقوداً في البكتريا الزرقاء Cyanobacteria والتي كانت تسمى سابقاً الطحالب الخضر المزرقة Blue - green algae. وعند فصل كلوروفيل أ وكلوروفيل ب بالطرق المعروفة فيبدو لون الأول أخضر مزرق والثاني أخضر مصفر. ويُظهر الكلوروفيلان اختلافاً طفيفاً في طيف الامتصاص، حيث أنهما يُبديان امتصاصاً أقصى عند المنطقة أزرق بنفسجي ومنطقة برتقالي - أحمر من الطيف المرئي، كما أنها يبديان امتصاصاً أدنى عند الموجات الخضر والصفر (٥٠٠ - ٦٠٠ نانومتر) (شكل ٩-٥). ويعطي طيف امتصاص الكلوروفيل دليلاً غير مباشر للأطوال الموجية من الضوء التي تُمتص بعملية البناء الضوئي. ولابد للامتصاص الأقصى لتلك الصبغات المهمة في البناء الضوئي أن يعطي إشارة ومغزى لنوعية الضوء الأكثر فاعلية في عملية البناء الضوئي. بيد أن تلك الأطياف الامتصاصية ماهي إلا لمستخلصات كلوروفيل داخل مذيب عضوي، وأطياف الامتصاص للكلوروفيل داخلياً قد تكون مختلفة لأنها تختلف باختلاف المذيبات والأنواع النباتية المختلفة.

إن وجود سلسلة الفايتول الطويل يؤثر تأثيراً واضحاً في ذوبان الكلوروفيل مما يجعله في نهاية المطاف غير ذائب في الماء، حيث أن الفايتول يثبت جزيء الكلوروفيل بالجزء الكاره للماء لمحيط الغشاء ويشكل ارتباطات غير تساهمية Noncovalent associations مع البروتينات الكارهة للماء. ويحوي التركيب الحلقي على الكترونات غير مرتبطة بقوة، وهذا التركيب جزء من جزيء الكلوروفيل المشمول بالنقل الالكتروني في تفاعلات الأكسدة والاختزال. وثمة نسبة صغيرة من الكلوروفيل الذي يوجد حراً ومن المحتمل أن يكون بمثابة كلوروفيل حديث التكوين والذي يمكن أن يُثبتْ في الغشاء فيما بعد.



شكل (٩-٥)

طيف الامتصاص لصبغات الكلوروفيل أ و ب

الصبغات المساعدة الأخرى Other Accessory Pigments

هناك صبغات أخرى تقوم بدور مهم في امتصاص الطاقة الشمسية وتسهيل عملية البناء الضوئي. وتوجد هذه الصبغات في مختلف الكائنات الحية التي تبني غذائها بالاستفادة من الطاقة الشمسية مثل البكتريا الزرقاء والطحالب والنباتات. وتشمل تلك الصبغات:

أ - الفايكوبلينات Phycobilins

توجد هذه الصبغات في الطحالب الحمر والبكتريا الزرقاء. وتوجد منها أربعة أنواع، ثلاثة منها مشمولة بعملية البناء الضوئي والرابعة هي صبغة الفايتوكروموبيلين Phytochromobilin وهي مستقبل ضوئي Photoreceptor يقوم بتنظيم مختلف جوانب النمو والتكوين. أما الثلاث الأُخر فهي فايكوارثرين Phycoerythrin (وتسمى فايكوارثروبلين Phycoerythrobilin) وفايكوسيانين Phycocyanin (وتسمي فايكوسيانوبلين Phycocyanabilin) والصبغة الثالثة ألّو فايكوسيانين Allophycocyanin (وتسمى ألّوفايكوسيانوبلين Allophycocyanobilin). وتختلف هذه الصبغات عن صبغة الكلوروفيل بأن حلقات البايرول الرباعية مفتوحة Open chain tetrapyrrole، وهذه المجموعة مرتبطة تساهمياً مع مادة بروتينية لتشكل جزءاً من جزيء الصبغة.

ب - أشباه الكاروتين (الكاروتينويدات) Carotenoids

تشكل أشباه الكاروتين مجموعة من صبغات برتقالية وصفر توجد في معظم الكائنات البنائية الضوء. وتوجد بكميات كبيرة في جذور الجزر وثمار الطماطم، كما أنها توجد في الأوراق الخضر غير أن صبغات الكلوروفيل تحجب رؤيتها. وفي موسم الخريف فإن صبغات الكلوروفيل تتحلل وتظهر صبغات أشباه الكاروتين في الأوراق بشكل واضح حيث تبدو الأوراق صفر أو برتقالية. وبالرغم من أن وظائف أشباه الكاروتين في النبات لم تدرس بشكل واضح إلا أنها تمتص الضوء الأزرق إلى مدى معين ويمكنها من إمرار الطاقة للكلوروفيل لاستعمالها في عملية البناء الضوئي. كذلك يمكن أن تقوم أشباه الكاروتين بحماية الكلوروفيل من الأكسدة الضوئية وذلك بامتصاص الفائض من الضوء الأزرق.

وهناك صبغات أخرى كالفلافينات Flavins مثل رايبوفلافين Riboflavin ومشتقاتها النيكليوتيدية ومن أمثلتها فلافين أحادي النيكليوتيد Flavin Mononucleotide (FMN) وفلافين أدينين ثنائي النيكليوتيد Flavin Adenine Dinucleotide (FAD). و FMN و FAD،

مرافقات إنزيمية شائعة في تفاعلات الأكسدة والاختزال الخلوية. كما توجد الفلافينات بشكل معقد مع البروتينات لتكوين فلافوبروتين Flavoprotein وهذه بمثابة مستقبلات الضوء الأزرق.

وثمة مستقبلات أخرى للأشعة فوق البنفسجية تسمى UV-B receptors وتجري في الوقت الحاضر عملية تشخيص لهذه المستقبلات.

وهناك صبغات أشباه الفلافينات أوالفلافونويدات Flavanoids والتي تُعزى إليها الألوان البراقة لأوراق التويج والثمار والقنابات والأوراق في بعض الأحيان. ومن أهم تلك الصبغات صبغة الأنثوسيانين وغيرها. وهذه الصبغات مشتقات فينايل بروبان Phenylpropane ذات تركيب C6 - C3 - C6. وفي الحقيقة بأن هناك ثلاث مجاميع من الفلافونويدات هي: الفلافونات Flavones والفلافونولات Flavonols والأنثوسيانيدين Anthocyanidins. وأن الأنثوسيانين يعود إلى المجموعة الأخيرة والتي تحوي عدد من الصبغات يصل عددها اثنتا عشرة صبغة.

تفاعلات البناء الضوئي Reactions of Photosynthesis

يمكن تقسيم تفاعلات البناء الضوئي إلى قسمين رئيسين:

أ - تفاعلات الضوء Light reactions أو التفاعلات المعتمدة على الضوء.

ب - تفاعلات الظلام Dark reactions أو التفاعلات غير المعتمدة على الضوء.

تفاعلات الضوء Light Reactions

وهي المرحلة الأولى من تفاعلات عملية البناء الضوئي. وتحدث هذه التفاعلات في أغشية الثايلاكويد حيث توجد صبغات الكلوروفيل، وسميت كذلك لأنها لاتحصل إلا بوجود الطاقة الشمسية. ونواتج هذه التفاعلات هو أن الماء ينشطر ليتحرر الأكسجين، كما يتكون NADPH و ATP.

في الثلاثينيات من القرن العشرين الميلادي استطاع العلماء من التأكيد بأن الأكسجين الناتج من عملية البناء الضوئي إنما هو من التحلل الضوئي للماء Photolysis of water. وقد تأكد ذلك بنوعين من التجارب، الأولى حينما عرضت البلاستيدات الخضر بعدم وجود ثاني أكسيد الكربون إلى الضوء وبوجود مستقبل الكتروني مصنع مثل سيانيد الحديديك Ferricyanide $[Fe(CN)_6^{3-}]$ حيث يُتحرر الأكسجين مع الاختزال المصاحب للمستقبل كي يصبح سيانيد الحديدوز Ferrocyanide $[Fe(CN)_6^{4-}]$. وهذا النوع من التجارب قد سميت بتجارب هل Hill reactions نسبة إلى روبرت هل Robert Hill الذي أجرى تجاربه عام ١٩٣٧م. قد أكدت هذه التجارب عدم اشتراك ثاني

أكسيد الكربون في إنتاج الأكسجين. أما النوع الثاني من التجارب فقد أجريت في بداية الأربعينيات من القرن العشرين الميلادي باستخدام النظائر المشعة التي أكدت بشكل قاطع أن مصدر الأكسجين إنما هو من الماء.

$$H_2\,^{18}O + CO_2 \xrightarrow[\text{كلوروفيل}]{\text{ضوء}} [CH_2O] + \,^{18}O_2$$

أما القوة الاختزالية في عملية البناء الضوئي فقد اكتشفت أيضاً في نهاية المطاف على أنها NADPH التي تتكون نتيجة لوجود مادة $NADP^+$ في جانب غشاء الثايلاكويد المواجه للحشوة (الستروما) Stroma والتي تستقبل الالكترونات بعد مرورها في نظام سايتوكرومي خاص في أغشية الثايلاكويد مع البروتونات الناتجة من التحلل الضوئي للماء في تجويف تلك الأغشية ومرورها عبر مضخة بروتونية خاصة.

$$2H_2O \xrightarrow{\text{تحلل ضوئي}} 4H^+ + 4e^- + O_2$$

$$NADP^+ + 2e^- + 2H^+ \longrightarrow NADPH + H^+$$

ومادة الطاقة ATP الناتجة خلال هذه العملية إنما تُنتج خلال مرور الالكترونات عالية الطاقة في نظام السايتوكروم الموجود في أغشية الثايلاكويد وعندما تغادر تلك الالكترونات ذلك النظام فإنها تكون قد فقدت جزءاً كبيراً من طاقتها. وإن تلك الطاقة المفقودة يمكن الاستفادة منها لتكوين ATP

$$ADP + Pi + \text{طاقة} \longrightarrow ATP$$

المسار الالكتروني Electron Pathway

لقد استنتج Emerson ومساعدوه عام ١٩٥٧م من أن هناك موقعين لاستقبال الطاقة الشمسية حيث دلت نتائج أبحاثهم على أن التفاعلات المعتمدة على الضوء تتطلب مساهمة نظامين ضوئيين يُطلق عليهما النظام الضوئي الأول Photosystem I والنظام الضوئي الثاني Photosystem II (شكل ٧-٢). وكل واحد من هذين النظامين يحوي جزيئات من الصبغات التي هي جزء من المجسات اللاقطة للضوء والتي يمكن تشبيهها بلاقطات التلفاز التي تستقبل الإشارات، وهي مرتبة بطريقة بحيث تصطاد أكبر كمية ممكنة من الطاقة الضوئية. وإن جزيئات الصبغات في المجسات اللاقطة عبارة عن جزيئات

الكلوروفيل وأشباه الكاروتين. وتعد صبغة كلوروفيل أ ذات خصوصية ذلك أنها مركز تفاعلات الضوء. وتبدأ هذه العملية حينما تمتص المجسات في كل نظام ضوئي الفوتونات للضوء المرئي والتي توجه الطاقة الضوئية إلى مركز التفاعل. وأن لجزيء كلوروفيل أ، كمركز تفاعل للنظام الضوئي الأول، امتصاص طيفي أقصى عند ٧٠٠ نانومتر، وبالتالي يُطلق عليها مركز ضوئي ٧٠٠ (P 700). كما أن لجزيئة كلوروفيل أ، كمركز تفاعل للنظام الضوئي الثاني، امتصاص طيفي أقصى عند طول موجي أقصر من الأول عند ٦٨٠ نانومتر وبالتالي يُطلق عليها مركز ضوئي ٦٨٠ (P 680). إن امتصاص مراكز التفاعل للأطياف الضوئية المحددة من شأنها إثارة الالكترونات والتعجيل في انفلاتها من جزيئات الكلوروفيل حيث تصبح جزيئات الكلوروفيل مؤكسدة. وتقوم جزيئات مستقبلة بالتقاط تلك الالكترونات المنشطة بطاقة عالية والتي بدورها تقوم بإمرارها إلى نظام بعضه مركبات سايتوكرومية مؤلف من وحدات بروتينية مرتبطة بالغشاء البلازمي. ومن الجدير بالملاحظة بأن هناك مسارين للالكترونات خلال تفاعلات الضوء في عملية البناء الضوئي:

١- المسار الالكتروني غير الدائري The Noncyclic Electron Pathway

خلال هذا المسار يُنتج ATP و NADPH حيث يمكن وصف الأحداث كما لو كانت تحدث بطريقة متتابعة من النظام الضوئي الثاني. وبامتصاص P 680 الطاقة الشمسية فإن الالكترونات تصبح متهيجة ونشطة Energized والتي يمكن أن تترك جزيء الكلوروفيل المرتبط بالثايلاكويد. ويمكن تعويض الالكترونات المفقودة من هذا النظام من التحلل الضوئي للماء Photolysis حيث ينتج الأكسجين والبروتونات.

$$H_2O \longrightarrow 2H^+ + 2e^- + \frac{1}{2} O_2$$

وتتم عملية استقبال الالكترونات المنطلقة من P 680 من قبل مركب مستقبل للإلكترونات ومنه تنتقل إلى نظام نقل الكتروني مؤلف من سلسلة من مركبات حاملة Carriers مرتبطة بالثايلاكويد وبعضها جزيئات سايتوكروم. ولهذا السبب فإنه غالباً مايُطلق على نظام النقل الالكتروني إسم نظام السايتوكروم Cytochrome system. ونظام السايتوكروم في أغشية الثايلاكويد نظام معقد ضمن سلسلة من مركبات تتقبل الالكترونات من الجزيء المستقبل للالكترونات من النظام الضوئي الثاني PSII (شكل ٩-٦). تبدأ تلك السلسلة بمركب Pheophytin (Pheo) الذي يمرر الالكترونات إلى مستقبلات بلاستوكينون Plastoquinone acceptors مثل Q_A , A_B. والمركب الأخير يمرر الالكترونات إلى نظام السايتوكروم المعقد المؤلف من مجموعة مركبات مثل Cytf, FeS_R, Q, Cyt b.

يقوم نظام السايتوكروم بإمرار الالكترونات إلى بلاستوسيانين Plastocyanin (PC)، وبذلك تغادر الالكترونات هذا النظام وهي منخفضة الطاقة وخلال مرور الالكترونات في نظام السايتوكروم تتم عملية تكوين ATP.

$$ADP + Pi + \text{طاقة} \longrightarrow ATP$$

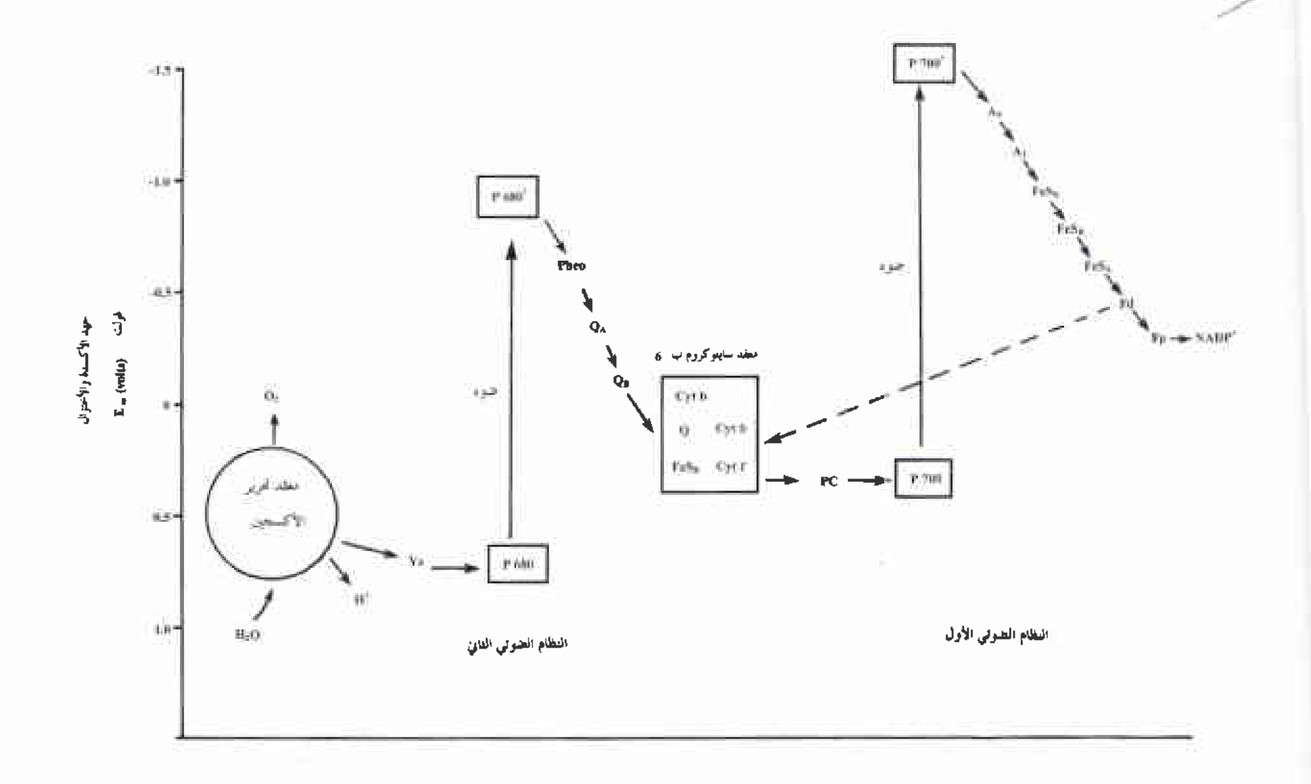
وبعد ذلك يستقبل المركز الضوئي P 700 (وهو مركز التفاعل للنظام الضوئي الأول) الالكترونات. ويقوم P 700 بتنشيط الالكترونات لترتفع طاقتها إلى أعلى مستوى مقارنة مع النظام الضوئي الثاني حيث يستلم مستقبل خاص تلك الالكترونات والذي يقوم بتمريرها إلى مركبات مختلفة مثل كينون Quinone (A_0, A_1) ومركبات مرتبطة بغشاء الثايلاكويد وهي مركبات بروتينية حاوية على الحديد والكبريت Membrane - bound iron sulfure proteins وهذه المركبات يُرمز لها FeS_A, FeS_B, FeS_X. تقوم المركبات الأخيرة بإمرار الالكترونات إلى فيريدوكسين Ferredoxin (F_d) وهذا مرتبط بمركب فلافوبروتين Flavoprotein (F_p). وهذا المعقد يسهل إمرار الالكترونات إلى المرافق الإنزيمي $NADP^+$ بواسطة إنزيم Flavoprotein ferredoxin - NADP reductase. وبالتالي تستكمل عملية مرور الالكترونات في الدورة المفتوحة حيث يُنتج ATP في نظام السايتوكروم المرتبط بأغشية الثايلاكويد ويتكون NADPH في نهاية المطاف.

$$NADP^+ + [2e^- - 2H] \longrightarrow NADPH + H^+$$

ويوضح الشكل (٩-٦) الاعتقاد السائد بخصوص حركة الالكترونات في المسار المفتوح والذي يسمى المخطط Z (Z Scheme).

٢- المسار الالكتروني الدائري The Cyclic Electron Pathway

وهو المسار الالكتروني الثاني في جرانات البلاستيدات الخضر. وفي هذا المسار فإن الالكترونات التي تغادر النظام الضوئي الأول P 700 يمكن أن تعود ثانية إليه بعد دورة مغلقة حيث تتنشط الالكترونات وترتفع بطاقتها إلى مستوى عال تلتقط بعدها تلك الالكترونات من قبل جزيء مستقبل يقوم بإمرارها إلى مركبات منها فيريدوكسين Fd الذي قد يُرجع تلك الالكترونات إلى نظام السايتوكروم. وتمر الالكترونات خلال ذلك النظام حيث يتكون ATP لتعود الالكترونات ثانية إلى مركز التفاعل للنظام الضوئي الأول لتختزل جزيئات الكلوروفيل التي أكسدت أول الأمر.



شكل (٩-٦)

التدفق الالكتروني في الأنظمة الضوئية في تفاعلات الضوء (Z Scheme)

ومن الجدير بالذكر بأن عملية تكوين ATP في المسار الالكتروني غير الدائري تدعى بالفسفرة الضوئية غير الدائرية Non-cyclic photophosphorylation وعملية تكوين ATP في المسار الالكتروني الدائري تدعى بالفسفرة الضوئية الدائرية Cyclic photophosphorylation. وقد فسرت نظرية بيترميتشل Peter Mitchell الكيموأزموزية Chemiosmotic theory تكوين ATP بطريقة غير مباشرة خلال مرور الالكترونات في نظام السايتوكروم. فبالإضافة إلى إنتاج البروتونات (أيونات الهيدروجين) خلال عملية التحلل الضوئي للماء فإن بعض مركبات السايتوكروم تقوم بضخ البروتونات من

الحشوة (الستروما) إلى فراغ الثايلاكويد. ويعد هذا الفراغ بمثابة مخزن للبروتونات وبالتالي ينشأ تدرج كهروكيميائي حاد Eextreme electrochemical gradient، الذي من شأنه أن يشجع عمل قناة بروتينية تدعى معقد ATP synthase والتي تسهل مرور تلك البروتونات حيث يتكون ATP نتيجة لذلك. ويوضح الشكل (٧-٤) الأحداث الكيميائية والأزموزية لتسهيل بناء ATP.

وفي الوقت الحاضر وضعت تصورات لنظام التفاعلات الضوئية في عملية البناء الضوئي مؤلف من ٤ وحدات رئيسية وهي:

أ - النظام الضوئي الثاني (PSII) أو P 680

ب - معقد السايتوكروم (ب٦ - ف) Cytochrome complex (b_6 - f)

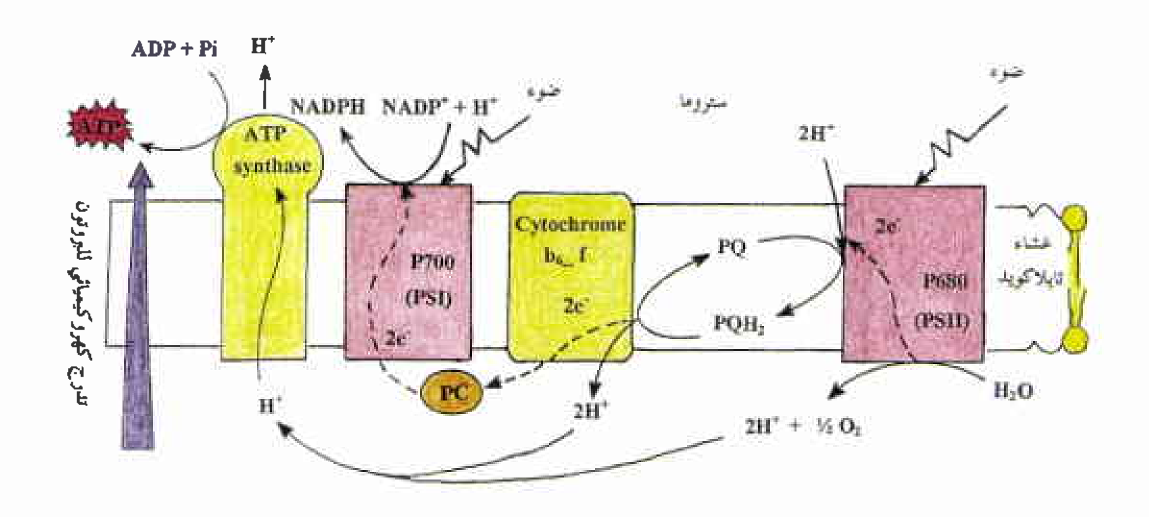
ج - النظام الضوئي الأول (PSI) أو P 700

د - معقد تكوين ATP — ATP Synthase

وتلك الوحدات توجد بشكل معقدات بروتينية تامة Integral membrane complexes ومرتبة عمودياً في غشاء الثايلاكويد بحيث يتأكسد الماء إلى أكسجين في تجويف الثايلاكويد ويختزل $NADP^+$ إلى NADPH على جانب الحشوة من الغشاء ويتحرر ATP في الحشوة بواسطة البروتونات المارة من تجويف الثايلاكويد إلى الحشوة (شكل ٩-٧).

تفاعلات الظلام Dark Reactions

وهي المرحلة الثانية من عملية البناء الضوئي التي تجري بمعزل عن تأثير الضوء، حيث أن NADPH و ATP الناتجة من تفاعلات الضوء تُستغل لغرض اختزال ثاني أكسيد الكربون CO_2 reduction ليكون $[CH_2O]$ بشكل جزيء كربوهيدرات. وعملية الاختزال ماهي إلا عملية بناء لأنها تتطلب تكوين روابط جديدة. وأن ذرات الهيدروجين والطاقة مطلوبة لعملية الاختزال البنائي وهذه توفرها NADPH و ATP التي نتجت عن تفاعلات الضوء.



شكل (٩-٧)

التدفق الالكتروني والبروتوني من أجل إنتاج ATP و NADPH في تفاعلات الضوء

(يُلاحظ وجود أربع وحدات رئيسية لهذا الغرض)

ومما هو ملاحظ بأنه في كافة الكائنات حقيقية النواة التي تقوم بعملية البناء الضوئي Photosynthetic eukaryotes ابتداءً من الطحالب البسيطة وحتى كاسيات البذور يكون اختزال ثاني أكسيد الكربون إلى كربوهيدرات بواسطة الآلية الأساسية والتي تسمى دورة اختزال الكربون البنائية الضوء لمركبات ثلاثية الكربون The C_3 photosynthetic carbon reduction (PCR) cycle ويُشار إلى هذه الدورة، أيضاً، بأنها دورة كالفن Calvin cycle نسبة إلى مكتشفها Melvin Calvin الذي حصل على جائزة نوبل في عام ١٩٦١م. وتتضمن دورة كالفن تثبيت ثاني أكسيد الكربون واختزاله وإعادة

تكوين السكر الخماسي المستقبل لثاني أكسيد الكربون. وكان للتوسع في استخدام النظائر المشعة من دور كبير في اكتشاف مسار تثبيت ثاني أكسيد الكربون بشكل دقيق. وقد أجريت تجارب دقيقة باستعمال طحلب كلوريلا *Chlorella* بتعريضه إلى $^{14}CO_2$ لفترات تصل إلى خمس ثواني تحت ظروف ثابتة من الضوء والحرارة فضلاً عن استعمال تقنية الفصل الورقي اللوني والإشعاع الذاتي Paper chromatography and radioautography، أمكن تحديد المركب الأول الذي يتكون في عملية تثبيت ثاني أكسيد الكربون والذي اتضح أنه مركب ثلاثي ذرات الكربون ٣-فوسفو حامض الجليسريك 3-PGA. وهذا المركب يوجد عادة كمكون رئيسي في عملية التحلل السكري Glycolysis. وعلاوة على ذلك فإن الكربون المشع قد تركز في مجموعة الكربوكسيل. وبزيادة زمن التعريض لثاني أكسيد الكربون المشع والإضاءة إلى ٣٠ – ٩٠ ثانية فقد وجد أن معظم الكربون المشع يوجد في السكريات السداسية المفسفرة. ويمكن أن نتخيل حدوث تفاعلات عكس تفاعلات التحلل السكري حيث تتم عملية فسفرة 3-PGA بوجود ATP الذي نتج من تفاعلات الضوء ليتكون ١، ٣ ثنائي فوسفو حامض الجليسريك 1 ,3 - Bisphosphoglyceric acid.

$$\text{3-PGA + ATP} \xrightarrow{\text{Kinase}} \text{1,3 - Bisphosphoglycerate + ADP}$$

ويلي ذلك عملية اختزال بوجود $NADPH + H^+$ الناتجة من تفاعلات الضوء

$$\text{1,3 Bisphosphoglycerate + NADPH + } H^+ \xrightarrow{\text{Dehydrogenase}} \text{Glyceraldehyde-3-phosphate +} NADP^+ \text{ + pi}$$

(PGAL) جليسر الديهايد – ٣ – فوسفات

ويمكن أن يتحول 3-PGAL إلى ثنائي هيدروكسي الأسيتون ٣- فوسفات Dihydroxyacetone-3-phosphate (DHAP) بوجود إنزيم Isomerase. وبتفاعل المركبين الآخرين يتكون فركتوز-١، ٦-ثنائي الفوسفات.

$$\text{PGAL + DHAP} \xrightarrow{\text{Aldolase}} \text{Fructose -1,6-bisphosphate}$$

وبالإضافة إلى ذلك فقد وجدت أن هناك مركبات أخرى تتكون بإطالة فترة تعريض طحلب كلوريلا إلى $^{14}CO_2$ ومن تلك المركبات الأحماض الأمينية والسكريات المفسفرة (شكل ٩-٨أ). وثمة سؤال بقي فترة من الزمن دون حل ألا وهو ماهو المركب المستقبل لثاني أكسيد الكربون. واتضح فيما بعد بأن هذا المركب هو السكر الخماسي رايبيولوز -١، ٥-ثنائي الفوسفات (Ribulose - 1,5-bisphosphate) RuBP ويكون تفاعل

ثاني أكسيد الكربون مع هذا السكر الخماسي المفسفر بوجود إنزيم RuBP carboxylase لتشكيل مركب سداسي الكربون غير ثابت لايلبث أن ينشطر إلى جزيئين ثلاثي ذرات الكربون (3-PGA).

$$\text{Ribulose - 1,5-bisphosphate} + CO_2 \longrightarrow [C_6] \longrightarrow 2[3PGA]$$

وقد توضحت دورة كالفن والتي تسمى الدورة ثلاثية الكربون C_3 cycle والتي من خلالها تتكون مركبات عديدة من سكروز ونشا وسليلوز لتساهم في بناء الخلايا والأنسجة والأعضاء فضلاً عن إعادة توليد السكر الخماسي المفسفر ويوضح الشكل (٩ - ٨ب) تفاعلات دورة كالفن وتوليد السكر الخماسي. ويمكن القول بأن النباتات التي بها دورة كالفن فقط تسمى النباتات ثلاثية الكربون C_3 plants وذلك لأن المركب الأول الذي يتكون في هذه الدورة هو حامض عضوي ثلاثي ذرات الكربون 3-PGA (3-Phosphoglyceric acid).

المسار رباعي الكربون C_4 Pathway

هناك عدد من النباتات يكون المركب الأول الذي يتكون بعد إدخال ثاني أكسيد الكربون هو حامض عضوي رباعي ذرات الكربون مثل حامض أوكسالو أستيك (الخليك) Oxaloacetic acid. وتُظهر النباتات رباعية الكربون عدد من الخصائص التشريحية والفسيولوجية والكيموحيوية. ومن أهم الخصائص التشريحية وجود نوعين من الأنسجة البنائية الضوء هي النسيج المتوسط Mesophyll وغمد الحزمة الوعائية Bundle sheath. وأن ترتيب نوعين من الأنسجة المركزية حول الحزمة الوعائية (شكل ٩-٩)، يسمى بالترتيب الشعاعي (تشريح الضفيرة أو الأكليل) Kranz-type leaf anatomy. ويختلف النوعان من تلك الأنسجة (خلايا غمد الحزمة والنسيج المتوسط) في التركيب الخلوي حيث تكون البلاستيدات الخضر لخلايا غمد الحزمة أكبر وتقوم بتجميع النشا وفي بعض الأحيان لاتحوي جرانات. وبالمقابل فإن خلايا النسيج المتوسط تحوي بلاستيدات خضر أصغر ودائماً تحوي جرانات ولكنها بشكل عام لاتحوي نشا. إن النباتات التي تجري بداخلها الدورة رباعية الكربون إنما هي نباتات استوائية وشبه استوائية ومعتدلة والتي تمثل حوالي ١٠٠٠ نوع موزعة على ١٨ عائلة من النباتات كاسيات البذور (٣ عوائل من ذوات الفلقة الواحدة و ١٥ عائلة من ذوات الفلقتين) وهي تمتاز بكفاءة عالية في تثبيت CO_2 خصوصاً عندما يتعرض النبات لظروف قاسية مثل الملوحة والجفاف وارتفاع درجة الحرارة. ومن الجدير بالملاحظة أنه لاتوجد عائلة نباتية تمتاز بدورة رباعية

الكربون فقط حيث لابد من وجود دورة ثلاثية الكربون (دورة كالفن) أيضاً. وقد اكتشفت هذه الدورة من قبل علماء فسيولوجيا النبات هاتش وسلاك (Hatch و Slack) في أواخر الستينيات وبداية السبعينيات من القرن العشرين الميلادي ويمكن إيجاز هذه الدورة بما يلي:

١- أن المركب الأول الذي يستقبل CO_2 هو ليس رايبيولوز-١، ٥-ثنائي الفوسفات وإنما هو فوسفواينول بايروفات Phosphoenolpyruvate (PEP)، والمركب الأخير ماهو إلى مشتق فوسفاتي من حامض البايروفيك Pyruvic acid عالي الطاقة وهو مركب وسطي من مركبات التحلل السكري Glycolysis.

$$\begin{matrix} CH_2 \\ \| \\ C-O\sim P \\ | \\ COOH \end{matrix} \xrightarrow[\text{PEP - carboxylase}]{+CO_2 + H_2O} \begin{matrix} COOH \\ | \\ CH_2 \\ | \\ C=O \\ | \\ COOH \end{matrix} \quad + Pi$$

PEP (Phosphoenol pyruvate) — فوسفواينول بايروفات

OAA (Oxaloacetic acid) — حامض أوكسالواستيك (الخليك)

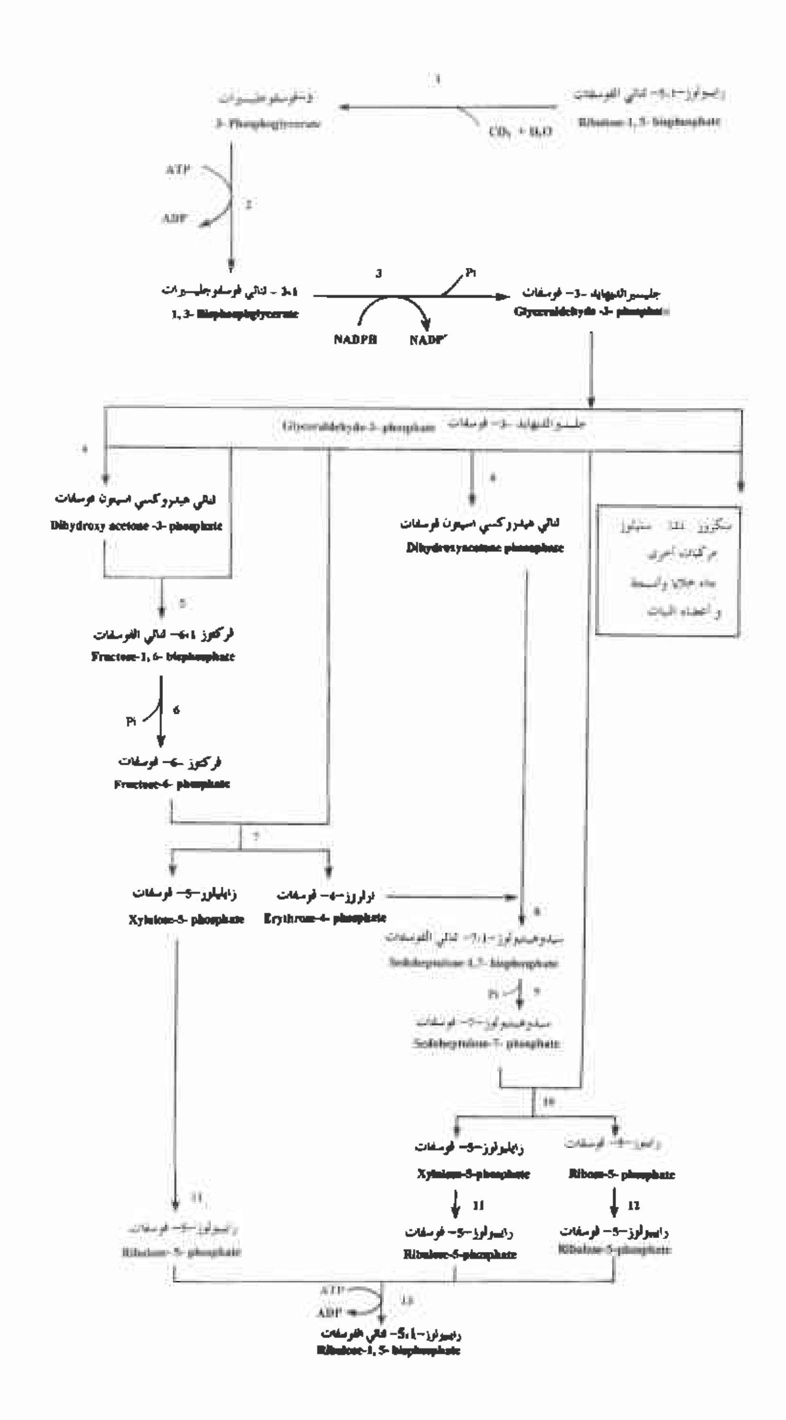
وهذا التفاعل مؤثر جداً في عملية تثبيت ثاني أكسيد الكربون.

٢- يُختزل OAA إلى حامض الماليك Malic acid بوجود إنزيم Malic dehydrogenase والمرافق الإنزيمي $NADH + H^+$.

$$\begin{matrix} COOH \\ | \\ CH_2 \\ | \\ C=O \\ | \\ COOH \end{matrix} \xrightarrow[\text{Malic dehydrogenase}]{NADH} \begin{matrix} COOH \\ | \\ CH_2 \\ | \\ H-C-OH \\ | \\ COOH \end{matrix} \quad + \quad NAD^+$$

OAA — حامض أوكسالواستيك (الخليك)

Malic acid — حامض الماليك



شكل (٩-٨)

دورة كالفن Calvin cycle

(أ) ملخص عمليات إدخال CO_2 والاختزال وإعادة تكوين السكر الخماسي رايبيولوز-١، ٥- ثنائي الفوسفات (Taiz and Zeiger, 1991)

(1) Ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase

Ribulose-1,5-bisphosphate + CO_2 + H_2O ⟶ 2(3-Phosphoglycerate)

(2) 3-Phosphoglycerate kinase

3-Phosphoglycerate + ATP ⟶ 1,3- Phosphoglycerate + ADP

(3) NADP: Glyceraldehyde-3- phosphate dehydrogenase

1,3-Bisphosphglycerate + NADPH+H^+ ⟶ Glyceraldehyde-3- phosphate+ NADP + Pi

(4) Triose-phosphate isomerase

Glyceraldehyde-3- phosphate ⟶ Dihydroxyacetone-3-phosphate

(5) Aldolase

Glyceradehyde -3- phosphate + Dihydroxyacetone-3- phosphate ⟶ Fructose-1,6- bisphosphate

(6) Fructose-1, 6- bisphosphate phosphatase

Fructose-1,6- bisphosphate + H_2O ⟶ Fructose-6- phosphate + Pi

(7) Transketolase

Fructose-6- phosphate + Glyceradehyde-3- phosphate ⟶ Erythrose-4 - phosphate + Xylulose-5- phosphate

(8) Aldolase

Erythrose-4 - phosphate + Dihydroxyacetone -3- phosphate ⟶ Sedoheptulose-1,7-bisphosphate

(9) Sedoheptulose-1,7- bisphosphate phosphatase

Sedoheptulose-1.7- bisphosphate + H_2O ⟶ Sedoheptulose-7-phosphate + Pi

(10) Transketolase

Sedoheptulose-7- bisphosphate + Glyceraldehyde -3- phosphate ⟶ Ribose-5- phosphate +Xylulose-5-phosphate

(11) Ribulose-5-phosphate epimerase

Xylulose-5-phosphate ⟶ Ribulose-5- phosphate

(12) Ribose-5- phosphate isomerase

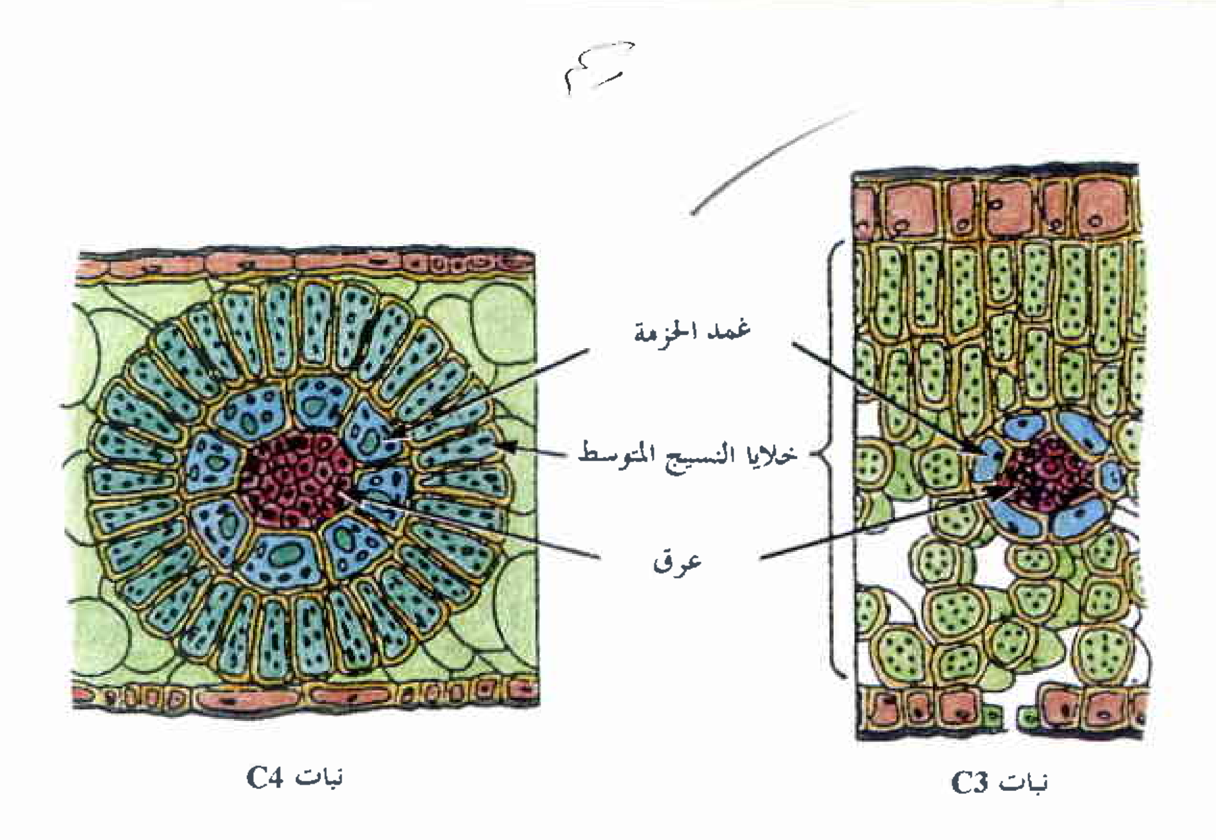
Ribose-5- phosphate ⟶ Ribulose-5- phosphate

(13) Ribulose-5-phosphate kinase

Ribulose-5- phosphate + ATP ⟶ Ribulose-1,5- bisphophate + ADP

ب

ب – التفاعلات التفصيلية لتفاعلات الظلام في نباتات ثلاثية الكربون



شكل (٩-٩)

تشريح ورقة من نبات ثلاثي الكربون C3 وأخرى من نبات رباعي الكربون C4

(Mader, 1998)

ولابد من التأكيد بأن عمليات تكوين PEP و OAA والمالات Malate تجري داخل البلاستيدات الخضر للنسيج المتوسط.

٣- تنتقل المالات إلى خلايا غمد الحزمة وفيها تجري عملية نزع كربون بوجود إنزيم خاص NADP-Malic enzyme type حيث يتكون حامض البايروفيك والذي ينتقل ثانية إلى النسيج المتوسط أما النواتج الأخرى CO_2 , $NADPH + H^+$ فإنها تدخل في دورة كالفن الذي سبق شرحها (الدورة ثلاثية الكربون).

$$\underset{\text{Malic acid}}{\begin{matrix} COOH \\ | \\ CH_2 \\ | \\ H-C-OH \\ | \\ COOH \end{matrix}} + NADP^+ \longrightarrow \underset{\text{Pyruvic acid}}{\begin{matrix} CH_3 \\ | \\ C=O \\ | \\ COOH \end{matrix}} + NADPH + H^+ + CO_2$$

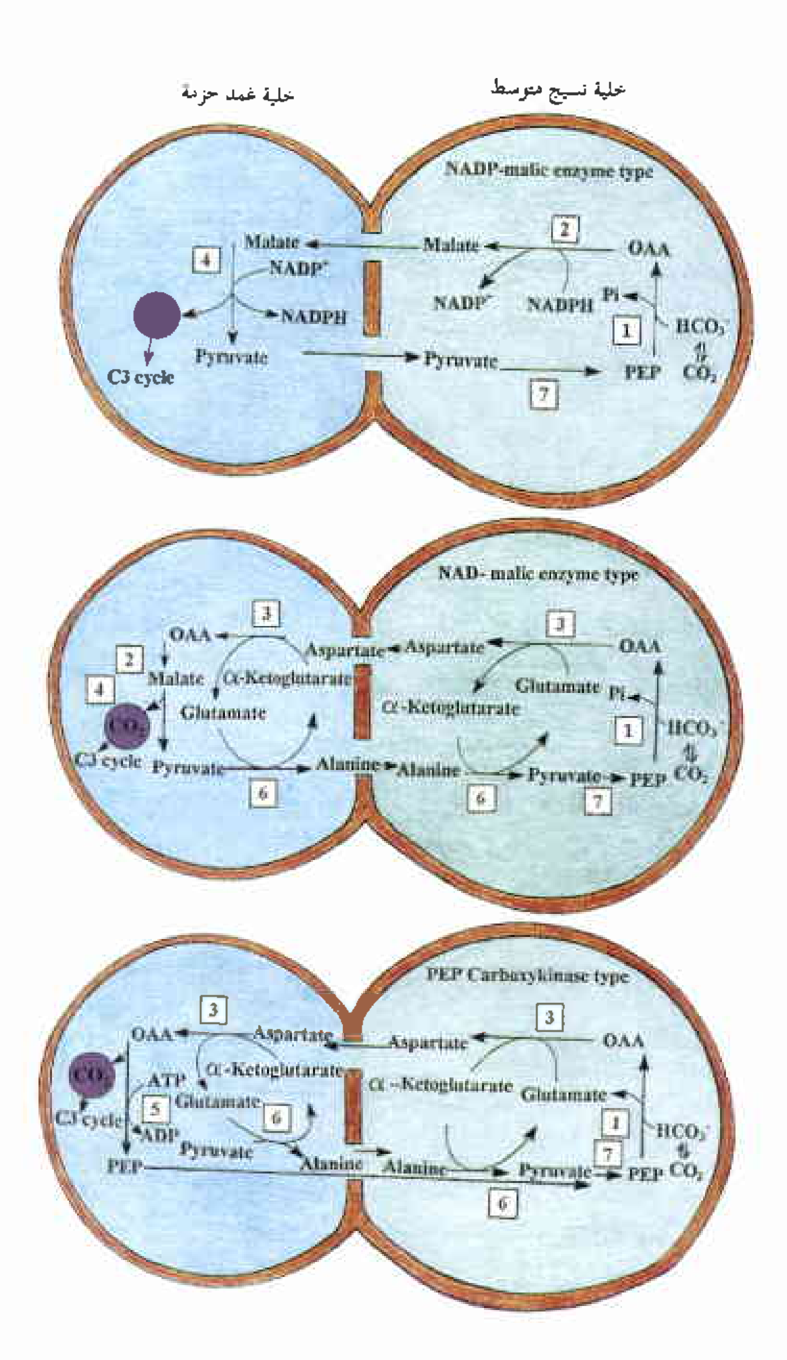
٤- تُضمن الفوسفات في حامض البايروفيك بوجود إنزيم Pyruvate phosphate kinase بعد انتقاله من غمد الحزمة إلى خلايا النسيج المتوسط حيث يشترك ATP في هذا التفاعل لينشطر إلى أدينوسين أحادي الفوسفات (AMP) وبايروفوسفات (Pyrophosphate P ~ P). إن الإنزيم الذي يسهل هذا التفاعل ثبت وجوده في النسيج المتوسط لأوراق النباتات التي تجري بها الدورة رباعية الكربون (شكل ٩-١٠).

$$\underset{\text{Pyruvic acid}}{\begin{matrix} CH_3 \\ | \\ C=O \\ | \\ COOH \end{matrix}} \xrightarrow[\text{Pyruvate phosphate kinase}]{ATP} \underset{\text{PEP}}{\begin{matrix} CH_2 \\ | \\ C-O\sim P \\ | \\ COOH \end{matrix}} + AMP + P\sim P$$

حامض البايروفيك — فوسفواينول بايروفات

ويعود PEP ثانية في هذه الدورة ليكون مستعداً لتقبل جزيء CO_2 جديد.

وهناك دورة أخرى يمكن أن تعمل في مثل هذه النباتات والتي يمكن أن تستكمل عملية تثبيت CO_2 حيث يتحول OAA إلى حامض الأسبارتيك Aspartic acid والذي يمكن أن يدخل البلاستيدات الخضر أو المايتوكوندريا في غمد الحزمة لاستكمال عدد من التفاعلات. ويدخل CO_2 الناتج من هذه التفاعلات في دورة كالفن، بينما الحامض الأميني الألانين Alanine الناتج من تلك التفاعلات يعود ثانية إلى النسيج المتوسط لاستكمال الدورة. وتسمى هذه الدورة (NAD-Malic enzyme type) حيث أن المرافق الإنزيمي الذي يستقبل الالكترونات والبروتونات من المالات هو NAD. وثمة دورة أخرى تسمى (Phosphoenolpyruvate carboxykinase type) حيث يتحول أوكسالواسيتات في غمد الحزمة إلى PEP بوجود إنزيم Kinase. و PEP يمكن أن ينتقل إلى خلايا النسيج المتوسط لاستقبال ثاني أكسيد الكربون أو أن البايروفات في غمد الحزمة يمكن أن يتحول إلى الأنين بعملية نقل أمين من الجلوتامات Glutamate. ينتقل الألانين إلى خلايا النسيج المتوسط لاستكمال تحوله إلى PEP (شكل ٩-١٠). وتجري عملية نزع الكربون في الدورة الأخيرة داخل السايتوسول.



شكل (٩-١٠)

الدورة رباعية الكربون C_4 cycle

أ - شكل تخطيطي يوضح المسارات الخاصة بالتفاعلات

(1) Phosphoenolpyruvate (PEP) carboxylase

Phosphoenolpyruvate + HCO_3^- ⟶ Oxaloacetate (OAA) + Pi

(2) NADP malic acid dehydrogenase

Oxaloacetate + NADPH+H^+ ⟶ Malate + $NADP^+$

(3) Aspartate aminotransferase

Oxaloacetate + Glutamate ⟶ Aspartate + α - Ketoglutarate

(4) NAD(P) malic enzyme

Malate + $NADP^+$ ⟶ Pyruvate + CO_2 + NADPH+H^+

(5) Phosphoenolpyruvate carboxykinase

Oxaloacetate + ATP ⟶ Phospoenolpyruvate + CO_2 + ADP

(6) Alanine aminotransferase

Pyruvate + Glutamate ⟶ Alanine + α -Ketoglutarate

(7) Pyruvate - Orthophosphate dikinase

Pyruvate + Pi + ATP ⟶ Phosphoenolpyruvate + AMP + Pyrophosphate

ب - التفاعلات الخاصة بالدورة رباعية الكربون مع الإنزيمات التي تسهل تلك التفاعلات

(Taiz and Zeiger, 1998)

أيض النباتات المتشحمة (العصارية) Crassulacean Acid Metabolism (CAM)

أظهرت نباتات العائلة العصارية Crassulaceae وعوائل كثيرة من النباتات الزهرية وقليل من التيريات Pterophyta مثل عائلة البولي بوديات Polypodiaceae نمطاً يومياً خاصاً في تكوين بعض الأحماض العضوية. ففي الليل هناك زيادة في محتوى الأحماض العضوية في الأوراق وتتلاشى هذه الزيادة في النهار. وأن هذا التباين في محتوى الأحماض العضوية يتزامن مع التغير في تركيز أيون الهيدروجين في تلك الأنسجة. ففي فترة الصباح الباكر حينما يكون محتوى الأحماض العضوية عالياً جداً فإن الرقم الهيدروجيني يكون منخفضاً لدرجة كبيرة ($pH < 4.0$). وخلال النهار يختفي المحتوى الحامضي ويزداد الرقم الهيدروجيني باتجاه نهاية فترة النهار إلى القيمة القصوى (5.5). إن زيادة المحتوى الحامضي يكون بسبب تحليل الكربوهيدرات (عن طريق تفاعلات التحلل السكري) أثناء الليل والذي يؤدي إلى تراكم المالات بشكل خاص وانتقالها إلى فجوات الخلايا الحارسة وبالتالي إلى فتح الثغور. وتتراكم المالات بدخول CO_2 عن طريق الثغور وإدخاله في PEP لتكوين OAA الذي يتحول إلى المالات بعملية اختزال. أما أثناء النهار فإن المالات تُنقل من الفجوة إلى السايتوبلازم ويتم نزع الكربون لتكوين حامض البايروفيك وثاني أكسيد الكربون. فحامض البايروفيك يتحول بسلسلة من التفاعلات إلى نشا، وأما ثاني أكسيد الكربون فإنه يدخل دورة كالفن لبناء النشا أيضاً (شكل ٩-١١). إن عملية فتح الثغور ليلاً إنما تعزز مبدأ عملية إدخال CO_2 لإنتاج أحماض عضوية رباعية الكربون التي تختزن في فجوات الخلايا الحارسة. أما في النهار فإن عملية نزع الكربون تساهم في تشغيل دورة كالفن. ويبدو أن هناك نوع من التشابه بين النباتات العصارية والنباتات رباعية الكربون، حيث أن PEP في المجموعتين هو مستقبل CO_2، وأن OAA المتكون يُختزل إلى مالات والتي تعد مصدراً لثاني أكسيد الكربون للدورة ثلاثية الكربون C_3 cycle، بيد أن المجموعتين مختلفتان في نقطتين أساسيتين هما: (١) أن الدورة رباعية الكربون تتطلب جوانب تشريحية خاصة في النباتات رباعية الكربون حيث أن عملية ارتباط CO_2 مع PEP تحصل في النسيج المتوسط ودورة كالفن تحصل في غمد الحزمة، بينما هذان التفاعلان يحصلان في الخلية نفسها في النباتات العصارية، (٢) النباتات رباعية الكربون تمتاز بوجود دورة مغلقة من التفاعلات الخاصة بحركة الكربون، أما في النباتات العصارية فإن هذه الدورة غير موجودة وإذا ما احتاجت الخلية إلى PEP فيمكن الحصول عليه من تحليل الكربوهيدرات.

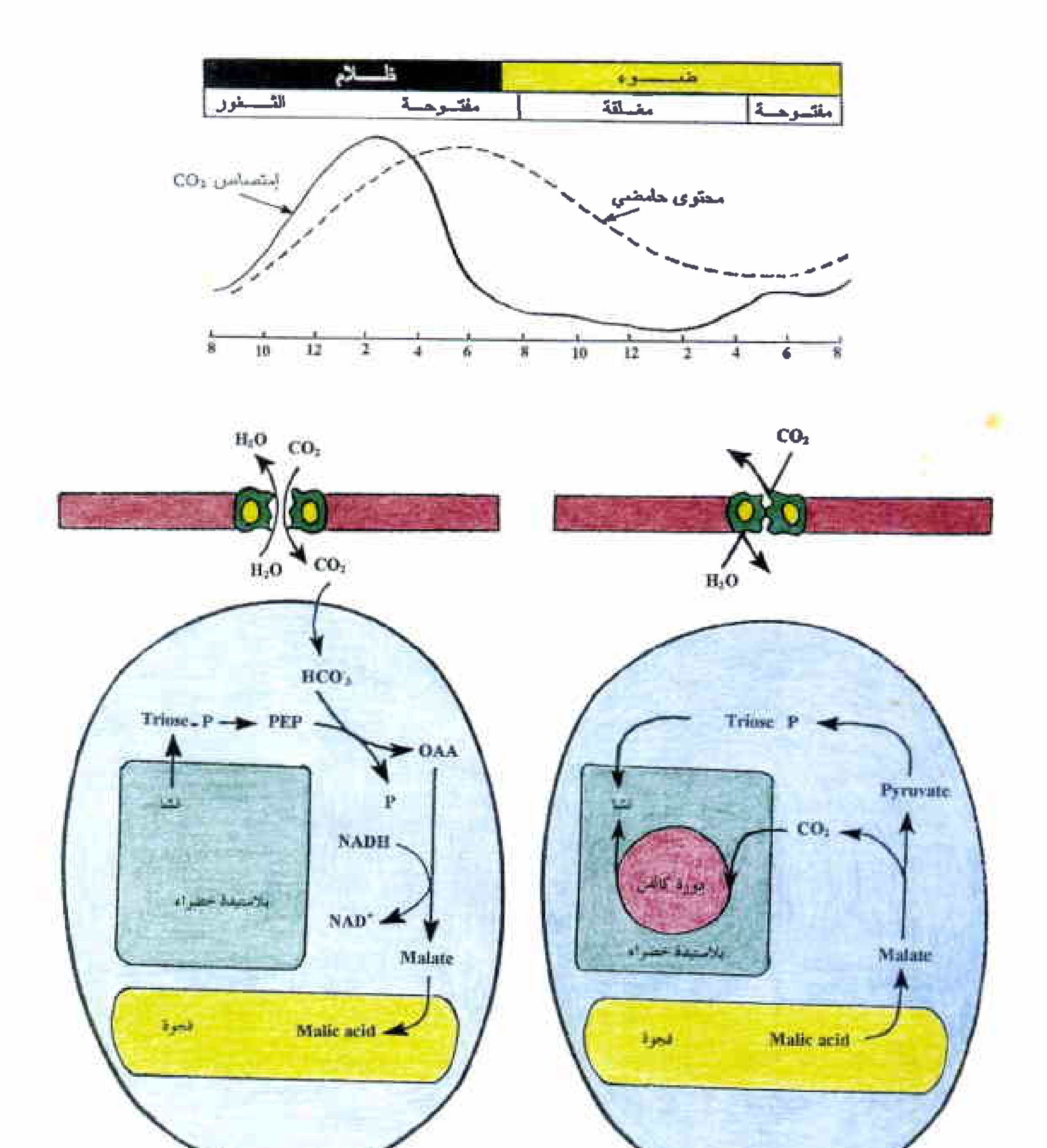
وقد لوحظ أن إنزيم PEP carboxylase يظهر تبايناً في النشاط ليلاً ونهاراً فقد وجد

أنه غير حساس للمالات أثناء الليل بينما يثبط خلال النهار بوجود المالات. إن وجود هذا الإنزيم بشكلين يكون بسبب عملية فسفرة ونزع فسفرة (Phosphorylation - dephosphorylation) والذي يتيح للإنزيم أن يكون نشطاً في تسهيل تفاعل CO_2 مع PEP في الليل بينما لايحدث ذلك التفاعل في النهار حيث يُنزع CO_2 من المالات. إن هذا التباين في نشاط هذا الإنزيم يؤدي دوراً رئيسياً في المسارات الأيضية للنباتات العصارية

إن أيض النباتات العصارية CAM يمثل تأقلماً جوهرياً للبيئات الجافة، ذلك إن معظم النباتات العصارية هي في حقيقتها نباتات صحراوية حقيقية والتي تنمو في ترب رملية ضحلة مع ماء متاح قليل. وأن فتح الثغور ليلاً يسمح بامتصاص CO_2 خلال فترة من اليوم يكون فيه التبخر بحده الأدنى. وخلال ساعات النهار فإن الثغور تُغلق للحد من كمية الماء المفقود وفي الوقت نفسه يمكنها الاستفادة من ثاني أكسيد الكربون الذي يدخل في المالات (شكل ٩-١١). غير أن هناك ثمناً لابد وأن يدفعه النبات العصاري ذلك أن معدلات التمثيل الكربوني اليومي بواسطة النباتات العصارية تكون نصف تلك التي في النباتات ثلاثية الكربون وثلث تلك التي في النباتات رباعية الكربون. لذلك فإنه يُتوقع أن تنمو النباتات العصارية ببطء شديد في ظروف الرطوبة العالية. وبينما يستمر امتصاص CO_2 تحت ظروف الإجهاد المائي في هذه النباتات، فإن الضرر يكون كبيراً على النباتات C_3 و C_4 تحت تلك الظروف. هذا فضلاً عن أن النباتات العصارية يمكن أن تستفيد من CO_2 الناتج من عملية التنفس لاستمرار عملية البناء الضوئي وبالتالي إلى زيادة الوزن الجاف لها تحت ظروف الجفاف القاسي. ومما يذكر بأن بعض النباتات العصارية تغير دورة الكربون فيها إلى الدورة ثلاثية الكربون عندما تكون الظروف البيئية جيدة من حيث توفر الماء واعتدال درجة الحرارة.

التنفس الضوئي Photorespiration

ظهرت حقائق في الخمسينيات والستينيات من القرن العشرين الميلادي مفادها أن ثمة فرقاً نوعياً وكمياً بين عملية التنفس (تحرير CO_2) التي تحصل في الظلام وتلك التي تحصل في الضوء. وفي الحقيقة بأن الطريقة المتبعة على نطاق واسع لتقدير معدل عملية البناء الضوئي في خلايا منفردة كما في الطحالب أو نباتات سليمة هو بقياس التبادل الغازي أو من خلال قياس امتصاص CO_2 أو تحرير O_2. وهذا بحد ذاته عملية معقدة ذلك أن هناك تفاعلات أيضية عديدة متنافسة يمكن أن تساهم في عملية التبادل الغازي. فالتنفس الخلوي(في المايتوكوندريا) مثال جيد لعكس مايحصل في البلاستيدات



شكل (٩-١١)

فتح الثغور وغلقها في النباتات العصارية والفعاليات الأيضية المصاحبة لها

الخضر خلال عملية البناء الضوئي. وتستعمل كلمة تنفس بشكل واضح لتشير إلى نموذج من التبادل الغازي دون الإشارة إلى الأصل الأيضي لتلك الغازات. ويصطلح على قياس امتصاص CO_2 بوجود الضوء بالبناء الضوئي الظاهري أو البناء الضوئي الصافي Apparent or net photosynthesis حيث أن ذلك يمثل امتصاص CO_2 بمعزل عن CO_2 المتحرر من المايتوكوندريا. وعليه يمكن حساب البناء الضوئي الحقيقي أو الإجمالي بإضافة كمية CO_2 المتحررة من المايتوكوندريا محسوبة خلال فترة الظلام إلى تلك الكمية الممتصة خلال فترة الضوء. وأن حساب عملية التبادل الغازي معقدة في جزء منها بسبب الأكسدة الأيضية ومايعقب ذلك من تحرير CO_2 مرتبط مباشرة مع الأيض الخاص بعملية البناء الضوئي. وقد أطلق مصطلح التنفس الضوئي Photorespiration على إعادة أكسدة نواتج قد سبق بناؤها في عملية البناء الضوئي والتي تتضمن اشتراك ثلاثة عضيات خلوية هي البلاستيدات الخضر والمايتوكوندريا والبيروكسيسومات. وقد دلت الدراسات على أنه ليست كافة القوة الاختزالية والطاقة الناتجة من عملية البناء الضوئي يمكن استغلالها من قبل النباتات، هذا فضلاً من أن هناك زيادة في طرح CO_2 والذي يتزامن مع تعجيل في امتصاص O_2 والذي يحدث في الضوء دون الظلام.

ويمكن توضيح عملية التنفس الضوئي بالشكل الآتي:

يبدو أن هناك نوعاً من التنافس بين الأكسجين وثاني أكسيد الكربون على المواقع الفعالة لإنزيم Rubisco (Ribulose bisphosphate carboxylase) ويعتمد ذلك على تركيز CO_2 و O_2 لكن هذا التنافس غير موجود على المواقع الفعالة لإنزيم Pepco (Phosphoenolpyruvate carboxylase). ومما هو معروف بأن الإنزيم Rubisco هو مفتاح دورة كالفن وإنزيم Pepco هو مفتاح الدورة رباعية الكربون وبالتالي فإن التنفس الضوئي لايحتمل أن يحصل في النباتات رباعية الكربون C_4 plants ، وذلك لعدم وجود أي نوع من الألفة بين الأكسجين و Pepco. كما أن البناء الضوئي رباعي الكربون C_4 photosynthesis الذي يحدث في النسيج المتوسط يوفر كمية ثابتة من CO_2 لدورة كالفن في خلايا غمد الحزمة وهذا من شأنه أن يؤدي إلى تركيز عالي من CO_2 في تلك الخلايا مما يزيد عملية تثبيت ثاني أكسيد الكربون في ذلك النسيج وبالتالي فإن عملية التنفس الضوئي في النباتات رباعية الكربون غير محتملة للحدوث إلى أي مدى وتحت أية ظروف.

إن عملية إدخال الأكسجين (أكسجة) Oxygenation إلى سكر رايبيولوز-١، ٥-ثنائي الفوسفات بوجود إنزيم Rubisco (Ribulose-1, 5-bisphosphate oxygenase) تؤدي إلى دخول ذرة أكسجين واحدة في واحد من نواتج التفاعل وهو ٢-فوسفو جلايكوليت

2-Phosphoglycolate، والناتج الثاني من التفاعل هو ٣-فسوفوجليسرات 3-Phosphoglycerate.

$$\begin{array}{l} CH_2O-P \\ C=O \\ HOCH \\ HOCH \\ CH_2O-P \end{array} + O_2 \xrightarrow[\text{(Ribulose 1,5-bisphosphate oxygenase)}]{\text{Rubisco}} \begin{array}{l} CH_2O-P \\ COOH \end{array} + \begin{array}{l} COOH \\ HOCH \\ CH_2O-P \end{array}$$

Ribulose - 1, 5 - bisphosphate — 2-Phosphoglycolate — 3 - PGA

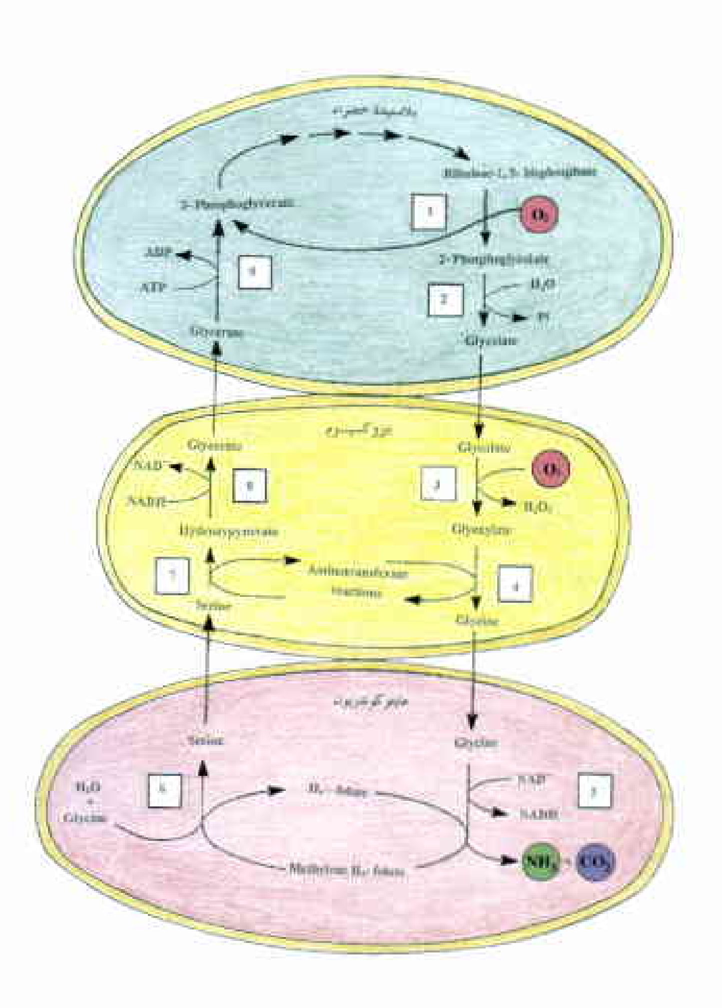
رايبيولوز-١، ٥-ثنائي الفوسفات — ٢ - فوسفو جلايكوليت — ٣ - فوسفوجليسرات

إن المركب ٢-فوسفو جلايكوليت 2-Phosphoglycolate يدخل في سلسلة من التفاعلات تؤدي إلى تحرير جزيء من ثاني أكسيد الكربون فضلاً عن استعادة ماتبقى من كربون بدورة تساهم فيها العضيات الثلاثة (شكل ٩-١٢).

إن متابعة سير تفاعلات التنفس الضوئي تؤكد أن هناك صرف طاقة مرتبط بهذه العملية، حيث أن مقدار ATP والقوة الاختزالية NAD(P)H المستغلة في مسار الجلايكوليت Glycolate pathway بعد عملية الأكسجة مساوياً تقريباً إلى تلك المصروفة في عملية اختزال جزيء CO_2 في دورة كالفن مع أن هناك فقداً للكربون بشكل CO_2 في تفاعلات التنفس الضوئي.

ومن هذا الجانب فإن عملية التنفس الضوئي تبدو مكلفة فيما يخص الكربون والطاقة حيث يعتقد أن هناك هدر ٢٥٪ أو أكثر من CO_2 المثبت في عملية البناء الضوئي. ومن المنطقي أن يُطرح السؤال الآتي: لماذا يقوم النبات بعملية مهدرة للمادة والطاقة؟ ولايبدو الجواب سهلاً بالرغم من وجود عدد من الأفكار المقدمة للإجابة. وفي البداية يمكن القول بأن عملية إدخال الأكسجين (أكسجة) إلى رايبيولوز-١، ٥- ثنائي الفوسفات لامفر منها حيث أن CO_2 و O_2 يتنافسان على الموقع الفعال لإنزيم Rubisco نفسه، وبالتالي لايمكن تفادي الخطوة الأولى من تفاعلات التنفس الضوئي. كما أن دورة جلايكوليت Glycolate cycle تفيد في استعادة كمية جيدة من الكربون بشكل 3-PGA، فضلاً عن أن هناك بعض المركبات الوسطية مثل الأحماض الأمينية السيرين Serine والجلايسين Glycine والتي تفيد في عمليات البناء الحيوي. كذلك هناك من يعتقد بأن النبات يسلك ذلك المسار عندما تكون هناك كميات فائضة من الطاقة والقوة الاختزالية

أو الأكسجين الفائض الذي قد يشكل سمية عالية. وكما قدمت اقتراحات أخرى مهمة وهي أن لهذه الدورة أهمية كبيرة في توفير كميات CO_2 تحت ظروف الإجهاد المائي والإضاءة العالية، لأن الثغور تُغلق تحت ظروف شحة الماء مما يؤدي إلى هبوط في دخول CO_2 إلى النبات من الجو.



شكل (٩-١٢)

تفاعلات التنفس الضوئي

أ - مخطط يوضح التفاعلات في العضيات الثلاثة

(1) Ribulose-1,5- bisphosphate oxygenase

Ribulose-1,5- bisphosphate + O_2 ⟶ 2-Phosphoglycolate + 3-Phosphoglycerate (3-PGA)

(2) Phosphoglycolate phosphatase

Phosphoglycolate + H_2O ⟶ Glycolate + Pi

(3)Glycolate oxidase

Glycolate + O_2 ⟶ Glyoxylate + H_2O_2

بوجود انزيم Catalase يتحول H_2O_2 الى ماء واكسجين

(4) Glyoxylate : Glutamate aminotransferase

Glyoxylate + Glutamate ⟶ Glycine + α - Ketoglutarate

(5) Glycine decarboxylase

Glycine + NAD^+ + H_4- folate + H_2O ⟶ NADH+H^+ + CO_2 + NH_3 + Methylene H_4 – folate

(6) Serine hydroxymethyltransferase

Methylene H_4- folate + H_2O Glycine ⟶ Serine + H_4- folate

(7) Serine aminotransferase

Serine + α - Ketoglutarate ⟶ Hdroxypyruvate + Glutamate

(8) Hydroxypyruvate reductase

Hydroxypyruvate+ NADH+H^+ ⟶ Glycerate + NAD^+

(9) Glycerate kinase

Glycerate + ATP ⟶ 3- Phosphoglycerate + ADP

ب- التفاعلات التفصيلية والإنزيمات المساهمة

(Taiz and Zeiger, 1998)

وقد بذلت محاولات من قبل علماء تربية النبات لغرض استنباط أصناف جديدة تمتاز بعدم وجود هذه الدورة أو أن يكون التنافس بين O_2 و CO_2 على الموقع الفعال لإنزيم Rubisco لصالح CO_2، لكن هذه المحاولات لم تكن ناجحة. ويمكن تحسين إنتاجية النباتات بزيادة كفاءة عملية البناء الضوئي وتمثيل الكربون والذي يُلاحظ في النباتات المتشحمة (العصارية) ورباعية الكربون.

العوامل المؤثرة في عملية البناء الضوئي

Factors Affecting Photosynthesis

أ - العوامل الخارجية: وتشمل تركيز CO_2 ودرجة الحرارة والضوء وتوافر الماء والعناصر الغذائية في التربة ومختلف المواد في بيئة النبات والأكسجين.

ب - العوامل الداخلية: وتشمل محتوى المادة الخضراء، ونواتج عملية البناء الضوئي وغيرها.

العوامل الخارجية External Factors

١- تركيز ثاني أكسيد الكربون CO_2 Concentration

إن تركيز CO_2 في الجو يكون ضئيلاً نسبياً حوالي ٠.٠٣٪ حجماً، وهي كمية ثابتة تقريباً لكنها توفر الكمية المطلوبة للطحالب والنباتات لعملية البناء الضوئي. وتقوم عملية التنفس بتعويض CO_2 المستهلك في عملية البناء الضوئي، بيد أن هناك مصادر أخرى غير التنفس مثل أكسدة وتحلل المواد العضوية فضلاً عن عمليات احتراق الوقود. وقد حددت طبيعة العلاقة بين تركيز CO_2 ومعدل عملية البناء الضوئي، حيث أن زيادة معدل هذه العملية إنما هي مصاحبة مع زيادة تركيز CO_2. خصوصاً في النباتات ثلاثية الكربون C_3 plants. لكن الزيادة الكبيرة في تركيز CO_2 تؤدي إلى هبوط في معدل عملية البناء الضوئي نظراً للتأثير السام للتركيزات العالية من CO_2 على البروتوبلازم.

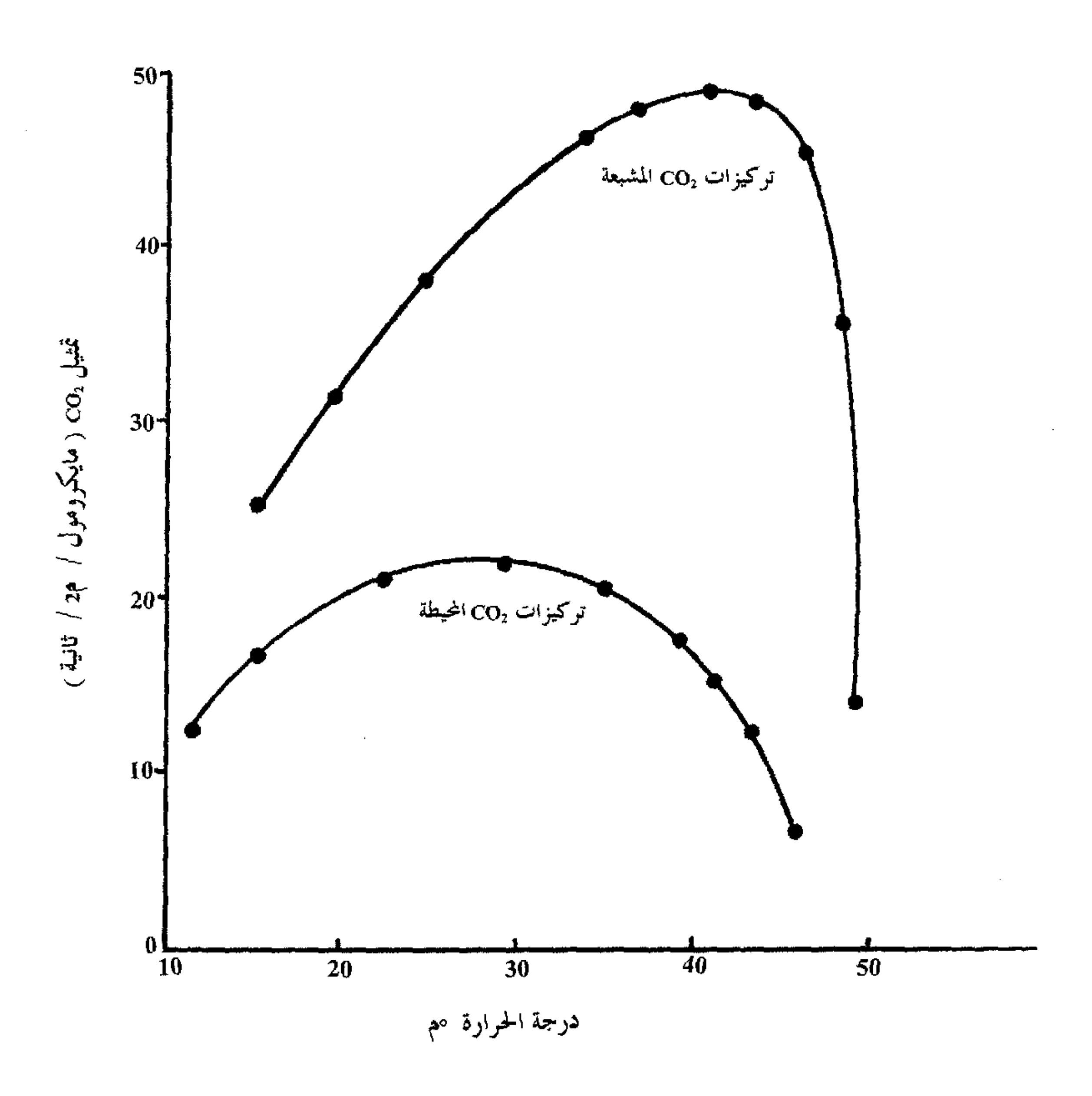
ومن الجدير بالذكر فإن تركيز CO_2 قد تضاعف خلال ١٦٠ ألف سنة الماضية والذي حفز العلماء والمختصين لدراسة هذه الظاهرة والتي أُطلق عليها ظاهرة البيوت الزجاجية (المحمية) Greenhouse effect. ويبدو أن زيادة تركيز CO_2 يسبب في زيادة درجة الحرارة حيث أن CO_2 يقوم بحجز الإشعاعات المنعكسة ذات الموجات الطويلة مما يؤدي إلى تسخين الجو. ويمكن لتلك الزيادة في درجة الحرارة أن تؤثر سلباً في عملية البناء

الضوئي. وجاءت تسمية ظاهرة البيوت الزجاجية من الحقيقة بأن زجاج تلك البيوت يعيق انعكاس الموجات الطويلة مسبباً ارتفاع في درجة الحرارة.

٢- درجة الحرارة Temperature

تؤثر درجة الحرارة كثيراً في عملية البناء الضوئي بالرغم من أنها نشطة في مدى يتراوح بين الصفر المئوي وأقل من ٦٠° م، ذلك أن درجات الحرارة المؤثرة في خصائص البروتين لابد وأن تؤثر في هذه العملية. ويرتبط تأثير درجة الحرارة مع تأثير الضوء، وعليه لايكون لدرجة الحرارة تأثير على معدل البناء الضوئي عندما تكون الإضاءة قليلة، أما إذا توافر الضوء و CO_2 فإن ارتفاع درجة الحرارة يزيد من معدل عملية البناء الضوئي. ولايغيب عن البال بأن زيادة درجة الحرارة إلى حد تصبح مؤثرة في خصائص البروتوبلازم بشكل عام والبروتين بشكل خاص إنما تؤدي إلى خفض سرعة هذه العملية.

وعندما يُرسم معدل البناء الضوئي كدالة لدرجة الحرارة فإن المنحنى يكون بشكل ناقوس Bell shape حيث يمثل الجزء الصاعد Ascending arm من المنحنى التحفيز المعتمد على درجة الحرارة حتى الوصول إلى الحالة المثالية، بينما يمثل الجزء النازل Descending arm التأثير الضار لدرجة الحرارة (شكل ٩-١٣). إن انخفاض معدل عملية البناء الضوئي بسبب ارتفاع أو انخفاض درجة الحرارة ليس بعيداً عن التأثيرات السلبية لتلك الظروف على الأنشطة الأيضية والإنزيمات والأغشية البلازمية. كما أن تأقلم كثير من النباتات للبيئات الباردة قد يعود إلى زيادة تركيز بعض إنزيمات التفاعلات غير المعتمدة على الضوء. أما تأقلم النباتات للبيئات الحارة فيُعزى إلى زيادة محتوى الدهون المشبعة في الأغشية البلازمية فضلاً عن زيادة الثبات الحراري لبعض الإنزيمات.



شكل (٩-١٣)

تأثير درجة الحرارة على عملية البناء الضوئي تحت مستويين من ثاني أكسيد الكربون CO_2

تركيزات مشبعة من CO_2 و تركيزات عادية من CO_2

(Taiz and Zeiger, 1998)

٣- الضوء Light

هناك مجموعة العوامل الضوئية المؤثرة في عملية البناء الضوئي، وهذه تشمل الضوء المنعكس Reflected والممتص Absorbed والنافذ Transmitted فضلاً عن شدة ونوعية الضوء وفترة الإضاءة المتاحة والتأثير المدمر للضوء. لكن العامل الجدير بالتأكيد هو ماهية الضوء النافع (الضوء الممتص) والذي يكون متاحاً للنبات، حيث نوقشت الأطياف الضوئية المؤثرة في عملية البناء الضوئي من خلال الامتصاص الأقصى لصبغات كلوروفيل أ و ب لتلك الأطياف (شكل ٩-٥). كذلك فإن لشدة الإضاءة دور مهم في عملية البناء الضوئي حيث أن العلاقة طردية لكن لابد وأن تكون العوامل الأخرى غير محددة للعملية. بزيادة شدة الإضاءة زيادة كبيرة فإن الخلايا الخضر تصبح عرضة للأكسدة الضوئية Photooxidations مما يسبب تلفاً للنظام البنائي الضوئي حيث أن العديد من جزيئات الكلوروفيل تصبح متهيجة دون الانتفاع من ذلك. والأكسدة الضوئية تكون حادة بوجود الأكسجين مما يؤدي إلى قصر (تحول إلى اللون الأبيض) Bleaching الكلوروفيل فضلاً عن كبح فعالية إنزيمات مهمة وهذا ينعكس في اضطراب الأيض في مجمل مساراته. إن موقع الورقة يؤثر كثيراً في التعرض للكمية الكبرى من الضوء حيث تقوم الأوراق بتنظيم نفسها بطريقة ما لهذا الغرض. كما أن تشريح الورقة يتكيف لزيادة كفاءة امتصاص الضوء وبالتالي كفاءة عالية لعملية البناء الضوئي.

٤- الماء والعناصر الغذائية Water and Nutrient Elements

بالرغم من أن عملية البناء الضوئي لاتحتاج إلى كميات كبيرة من الماء بالمقارنة مع تلك الكميات المطلوبة لاستمرار الحياة والفعاليات الحيوية الأخرى، فإن العجز في الماء إنما يؤثر في مجمل النظام الحي وبالتالي يؤثر في عملية البناء الضوئي بصورة غير مباشرة. وقد تأكد ذلك من خلال دراسات عديدة، فقد وجد أن إزالة الماء من البروتوبلازم يؤثر في الخصائص الغروانية له وهذا من شأنه أن يؤدي إلى هبوط العمليات الحيوية مثل البناء الضوئي والتنفس والكفاءة الإنزيمية وغير ذلك. كذلك فإن نقص الماء في بيئة النبات يؤدي إلى غلق الثغور وهبوط عملية التبادل الغازي وخصوصاً دخول CO_2 إلى النسيج المتوسط هذا فضلاً عن تدمير التركيب الدقيق لنظام البناء الضوئي.

من جانب آخر فإن ظروف ملوحة التربة ومايرافقها من تغيير في الخصائص التشريحية والتركيبية والفسيولوجية يؤثر كثيراً في معدل عملية البناء الضوئي. كما

أن نقص العناصر الغذائية في النبات يؤثر سلباً في هذه العملية. ويمكن الرجوع إلى الفصل السادس لمزيد من التفاصيل حول دور العناصر الغذائية في أيض النبات. كما سيناقش تأثير الجفاف والملوحة في عملية البناء الضوئي في الفصل السابع عشر.

٥- الأكسجين Oxygen

وجد بعض الباحثين أن زيادة تركيز O_2 يؤثر سلباً في عملية البناء الضوئي، لكن نتائج متضاربة قد توصل إليها باحثون آخرون حيث أن معدل عملية البناء الضوئي لايتغير سواءً في النيتروجين النقي أو في الهواء (٢١٪ أكسجين). لكن هذا المعدل قد يتأثر سلباً في الأكسجين النقي. وهناك عدد من الأسباب حول التأثير السلبي للأكسجين على عملية البناء الضوئي أهمها:

١- الأكسجين ضروري لعملية التنفس وهذه تتنافس مع عملية البناء الضوئي على بعض المركبات الوسطية المهمة المشتركة للعمليتين. وعليه فإن وجود الأكسجين من شأنه أن يشجع سرعة معدل التنفس، مما يؤدي إلى أن عملية التنفس تتنافس على المركبات الوسطية وهذا يقود إلى هبوط في عملية البناء الضوئي.

٢- قد يتنافس O_2 مع CO_2 على الهيدروجين وبالتالي يختزل الأكسجين بدلاً من CO_2. والمرافقات الإنزيمية التي تختزل ضوئياً قد تساهم في تقديم الهيدروجين الخاص بها للأكسجين أكثر مما تقدمه لثاني أكسيد الكربون وبالتالي إعاقة عملية البناء الضوئي.

٣- قد تحصل عملية تنافس بين O_2 و CO_2 على المواقع الفعالة لإنزيم Rubisco حيث يكون هذا التنافس لصالح الأكسجين مما يؤدي إلى انحراف عملية البناء الضوئي باتجاه تفاعلات التنفس الضوئي المعروفة.

٦- الملوثات Pollutants

تنتشر الملوثات لدرجة كبيرة في المناطق الصناعية والتي تؤثر كثيراً في أيض النبات وخصوصاً في عملية البناء الضوئي. ومن أهم تلك الملوثات الأوزون وأكاسيد النيتروجين والكبريت والكلوروالفلور. تؤثر هذه الملوثات في خصائص الأغشية البلازمية وخصوصاً أغشية البلاستيدات الخضر. ومن الملوثات التي درست بشكل تفصيلي المبيدات العشبية. تعمل هذه المبيدات على إحداث تغيرات في المستوى الكيموحيوي والفسيولوجي فضلاً عن الشكل الظاهري، فهي تؤثر في التفاعلات الحاصلة في البلاستيدات والمايتوكوندريا وبناء البروتينات وأيض الأحماض النووية. هذا فضلاً

عن فقد الكلوروفيل. تؤثر هذه المبيدات بشكل خاص في التفاعلات المعتمدة على الضوء بشكل خاص. ولمزيد من التفاصيل يمكن الرجوع إلى الوهيبي (١٩٩٠م).

العوامل الداخلية Internal Factors

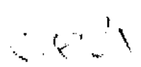
١- الكلوروفيل Chlorophyll

يعد الكلوروفيل أحد العوامل الرئيسية في إنجاز عملية البناء الضوئي ذلك أن تفاعلات الضوء تعتمد عليه بشكل أساسي. وعليه فإن الأجزاء غير الخضر في الأوراق المبرقشة والمصابة لاتستطيع القيام بعملية البناء الضوئي.

٢- تراكم نواتج عملية البناء الضوئي

Accumulation of the Products of Photosynthesis

إن تراكم نواتج عملية البناء الضوئي لدرجة كبيرة يكون مصاحباً بهبوط في سرعة هذه العملية وزيادة في سرعة عملية التنفس. وتختلف النباتات في اختزان مواد البناء الضوئي فعلى سبيل المثال تختزن نباتات ذوات الفلقة الواحدة السكريات الذائبة بينما تتكاثف هذه السكريات في ذوات الفلقتين لتكوين النشا. وبما أن النشا غير ذائب فإن نواتج عملية البناء الضوئي تُبعد أولاً بأول من وسط التفاعل وهذا يؤدي إلى استمرار العملية، لكن ذلك لايحدث في نباتات ذوات الفلقة الواحدة.



الفصل العاشر

التنفس

Respiration

يحتاج النبات، والكائنات الحية عموماً، إلى مصدر للطاقة لإنجاز الأفعال الحيوية. ومن الحقائق العامة في مجال الأيض إن الكائن الحي يحصل على غذائه ويقوم بهضمه أو تحويله إلى صورة تسهل الاستفادة منه لبناء خلايا جديدة أو تعويض الخلايا التالفة فضلاً عن توفير الطاقة الحيوية التي يستفيد منها الكائن الحي لغرض إنجاز تلك التفاعلات الحيوية.

وكما دُرس في الفصل التاسع (البناء الضوئي) فإن النباتات الخضر والطحالب تقوم بامتصاص الطاقة الشمسية وتحويلها إلى طاقة كيميائية مخزونة في روابط كيميائية للمركبات الناتجة من تلك العملية. غير أن تلك الطاقة تتحرر بعملية التنفس التي هي بمثابة عملية هدم تأكسدي Oxidative catabolism.

وفي هذه العملية فإن مركبات عضوية عديدة تتحلل إلى ثاني أكسيد الكربون والماء، وأن الطاقة المتحررة تُستغل لإدارة العمليات الحيوية فضلاً عن إنتاج المركبات الوسطية التي تستخدمها الخلية كمواد أساسية لعمليات حيوية أخرى مثل بناء المكونات الخلوية ومركبات عطرية (أروماتية) وصبغات ... إلخ. وتوصف عملية التنفس بأنها عملية تأكسدية - اختزالية والتي فيها تتأكسد المركبات العضوية الكربوهيدراتية كالنشا والسكروز وغيرها فضلاً عن مركبات الدهون والأحماض العضوية وحتى البروتينات يمكن أن تستخدم كمواد تنفسية. لكن يمكن القول بأن سكر الجلوكوز هو المادة الأساسية في عملية التنفس حيث يمكن كتابة معادلة التنفس بصيغتها العامة:

$$C_6H_{12}O_6 + 6O_2 \xrightarrow{\text{إنزيمات}} 6CO_2 + 6H_2O + \text{طاقة}$$

وتقدر هذه الطاقة بـ ٦٨٦ كيلو سعرة/جزيء جرامي جلوكوز. وتتضمن عملية التنفس:

١- إمتصاص الأكسجين.

٢- تحول الكربوهيدرات المعقدة إلى ثاني أكسيد الكربون والماء. وهذا يعني أكسدة

المواد الغذائية أكسدة تامة.

٣- تحرر الطاقة والتي يستخدم جزء منها في إنجاز عمليات حيوية والباقي يُفقد بشكل حرارة. إن الطاقة الحيوية تُحفظ في مركبات ATP بشكل أساسي، ويتم استخدامها في عمليات النمو وتراكم الأيونات وغيرها من الأنشطة الحيوية.

٤- تكوين مركبات وسطية تقوم بأدوار مختلفة في الفعاليات الحيوية.

إن هذا النوع من التنفس والذي فيه يشترك الأكسجين بشكل أساسي لغرض إنجاز الأكسدة النهائية وتكوين الماء يسمى بالتنفس الهوائي Aerobic respiration، وهو الشائع في النباتات والحيوانات والفطريات والطلائعيات. غير أن بعض الكائنات الدقيقة مثل بعض الخمائر فإنها تحرر الطاقة بأكسدة المواد الكربوهيدراتية بعدم وجود الأكسجين (تنفس لاهوائي Anaerobic respiration). ولاتحدث أكسدة تامة لتلك المواد ويتكون الكحول الإثيلي بدلاً من الماء وهو نادر الحدوث في النباتات الراقية. ويمكن تمثيل المواد المتفاعلة والمواد الناتجة بالمعادلة الآتية:

$$C_6H_{12}O_6 \xrightarrow{\text{مجموعة من الإنزيمات}} 2CO_2 + 2C_2H_5OH + \text{طاقة}$$

أما التنفس في البكتريا فإنه يحدث بطريقة خاصة حيث تحصل البكتريا على الطاقة اللازمة للعمليات الحيوية نتيجة أكسدتها لبعض المواد غير العضوية مثل بكتريا *Nitrosomonas* التي تمتص الأكسجين وتؤكسد به الأمونيا إلى النتريت Nitrites

$$2NH_3 + 3O_2 \longrightarrow 2HNO_2 + 2H_2O + \text{طاقة}$$

وهذه البكتريا تعيش مع جنس آخر من البكتريا يعرف بـ *Nitrobacter* الذي يؤكسد مركبات النتريت إلى نترات وخلال ذلك تنطلق الطاقة:

$$2HNO_2 + O_2 \longrightarrow 2HNO_3 + \text{طاقة}$$

وهناك أنواع أخرى من البكتريا مثل بكتريا الكبريت Sulfur bacteria وبكتريا الحديد Iron bacteria التي تقوم بأكسدة مركبات لاعضوية حاوية على الكبريت أو الحديد لإطلاق طاقة تستفيد منها تلك البكتريا لإنجاز التفاعلات الحيوية.

معامل التنفس Respiratory Quotient

وهو النسبة بين حجم ثاني أكسيد الكربون الناتج إلى حجم الأكسجين الممتص (CO_2 ناتج/O_2 ممتص). وتعتمد قيمة معامل التنفس على كمية الأكسجين في المواد الغذائية المستخدمة في التنفس، لذلك فإن قيمة هذا المعامل تختلف حسب مادة التنفس فيما إذا كانت مواد كربوهيدراتية أو دهنية أو بروتينية أو غيرها من المواد فضلاً عن الطريق الذي تسلكه عملية تحليل المواد المختلفة أثناء عملية التنفس.

أ - المواد الكربوهيدراتية

$$C_6H_{12}O_6 + 6O_2 \longrightarrow 6CO_2 + 6H_2O + \text{طاقة}$$

$$\text{معامل التنفس} = \frac{6}{6} = 1$$

ب - المواد الدهنية

$$C_{57}H_{104}O_6 + 80O_2 \longrightarrow 57CO_2 + 52H_2O + \text{طاقة}$$

$$\text{معامل التنفس} = \frac{57}{80} = 0.71$$

إن المواد الدهنية تتطلب قدراً كبيراً من الأكسجين لأكسدتها ذلك أن نسبة الأكسجين إلى الكربون فيها أقل من تلك التي في المواد الكربوهيدراتية. وتتحول المواد الدهنية على مراحل إلى مواد قابلة للأكسدة في المايتوكوندريا. وخلال تلك التفاعلات يستخدم الأكسجين ذلك أن التحليل الأولي يكون بتكوين أحماض دهنية لاتلبث أن تتحلل إلى استل المرافق الإنزيمي أ Acetyl-CoA بدورة تسمى دورة جلايوكسليت Glyoxylate cycle. هذه التفاعلات تحتاج إلى أكسجين بكميات كبيرة هذا إضافة إلى الأكسجين المطلوب في عملية الأكسدة النهائية.

ج - المواد البروتينية

هذه المواد تتميز باحتوائها على نسبة من الأكسجين إلى الكربون أقل مقارنة مع المواد الكربوهيدراتية. وتحت ظروف الإجهاد القاسي من الماء والملوحة ودرجة الحرارة تستخدم المواد البروتينية كمواد تنفس إلا أنه حينما تنفد المواد الدهنية والمواد الكربوهيدراتية، تتحلل المواد البروتينية إلى أحماض أمينية يُنزع منها مجموعة الأمين كي تتحول إلى أحد أحماض دورة كريبس. وتستهلك البروتينات حجماً كبيراً من الأكسجين مقارنة مع ثاني أكسيد الكربون الناتج وبالتالي فإن معامل التنفس أقل من الوحدة.

د - الأحماض العضوية

هذه المركبات غنية بالأكسجين ونسبة الأكسجين إلى الكربون فيها مرتفعة مقارنة مع المواد الكربوهيدراتية، وبالتالي فإنها تحتاج أكسجين قليل مقارنة مع ثاني أكسيد الكربون الناتج. ونتيجة لذلك فإن معامل التنفس فيها يكون أكثر من الوحدة.

$$2\ \begin{matrix} COOH \\ | \\ C=O \\ | \\ CH_2 \\ | \\ COOH \end{matrix} + 5O_2 \longrightarrow 8CO_2 + 4H_2O$$

معامل التنفس = $\frac{8}{5} = 1.6$

هـ -معامل التنفس في النباتات المتشحمة (العصارية)

في هذه النباتات لاتحدث أكسدة تامة للمواد الكربوهيدراتية وتتكون مركبات وسطية دون إنتاج ثاني أكسيد الكربون. وكما ذكر في الفصل التاسع فإن الثغور تكون مفتوحة في الظلام حيث تتأكسد المركبات الكربوهيدراتية إلى مركبات وسطية دون تصاعد ثاني أكسيد الكربون. وفي الضوء فإن ثاني أكسيد الكربون الناتج بعملية التنفس يُستهلك بعملية البناء الضوئي (دورة كالفن) وبالتالي يحدث امتصاص للأكسجين دون إنتاج ثاني أكسيد الكربون. لذلك فإن معامل التنفس نظرياً مساوياً صفر.

و - معامل التنفس في التنفس اللاهوائي

مما هو معروف بأن بعض الخمائر والبكتريا تتنفس لاهوائياً (بدون أكسجين) وبالتالي فإن معامل التنفس في هذه الكائنات يكون رياضياً مساوياً مالانهاية (∞).

$$C_6H_{12}O_6 \longrightarrow 2C_2H_5OH + 2CO_2 + \text{طاقة}$$

معامل التنفس = $\frac{2}{0} = \infty$

آلية التنفس Mechanism of Respiration

تشتمل عملية التنفس وتحرير الطاقة من المركبات الكربوهيدراتية على ثلاث مراحل رئيسية:

١- التحلل السكري Glycolysis

٢- دورة كريبس Krebs cycle

٣- نظام النقل الالكتروني Electron transport system

التحلل السكري Glycolysis

وهي عملية تحليل المواد الكربوهيدراتية مثل الجلوكوز والنشا والسكروز في السايتوبلازم إلى مركبات وسطية تنتهي بتكوين حامض البايروفيك Pyruvic acid. ويوضح الشكل (١٠-١) الخطوات الكيموحيوية التي توضح تحليل المركبات الكربوهيدراتية خلال عملية التحلل السكري. إن جزيء واحد من السكر السداسي (جلوكوز أو فركتوز) يعطي جزيئين من حامض البايروفيك. تحصل عملية التحلل السكري في كافة الكائنات الحية سواءً كانت بدائية النواة أو حقيقية النواة. ويبدو من متابعة سير التفاعلات أن السكر السداسي يُفسفر مرتين بوجود إنزيمات Kinases والمرافق الإنزيمي ATP (أدينوسين ثلاثي الفوسفات) الذي يزود مواد التفاعلات بالفوسفات. بعدها ينشطر السكر السداسي المفسفر (فركتوز -١، ٦-ثنائي الفوسفات Fructose-1,6-bisphosphate) إلى جزيء جليسر ألديهايد -٣- فوسفات Glyceraldehyde-3-phosphate. وجزيء ثنائي هيدروكسي أسيتون -٣- فوسفات Dihydroxyactone -3- phosphate. وبعد هذه الخطوة فإن عملية التحلل السكري تبدأ باستخلاص الطاقة القابلة للاستعمال حيث بوجود إنزيم Dehydrogenase الذي يسهل أكسدة الألديهايد إلى حامض كربوكسيل محرراً طاقة كافية لاختزال NAD^+ إلى NADH

$$NAD^+ + 2e^- + H^+ \longrightarrow NADH$$

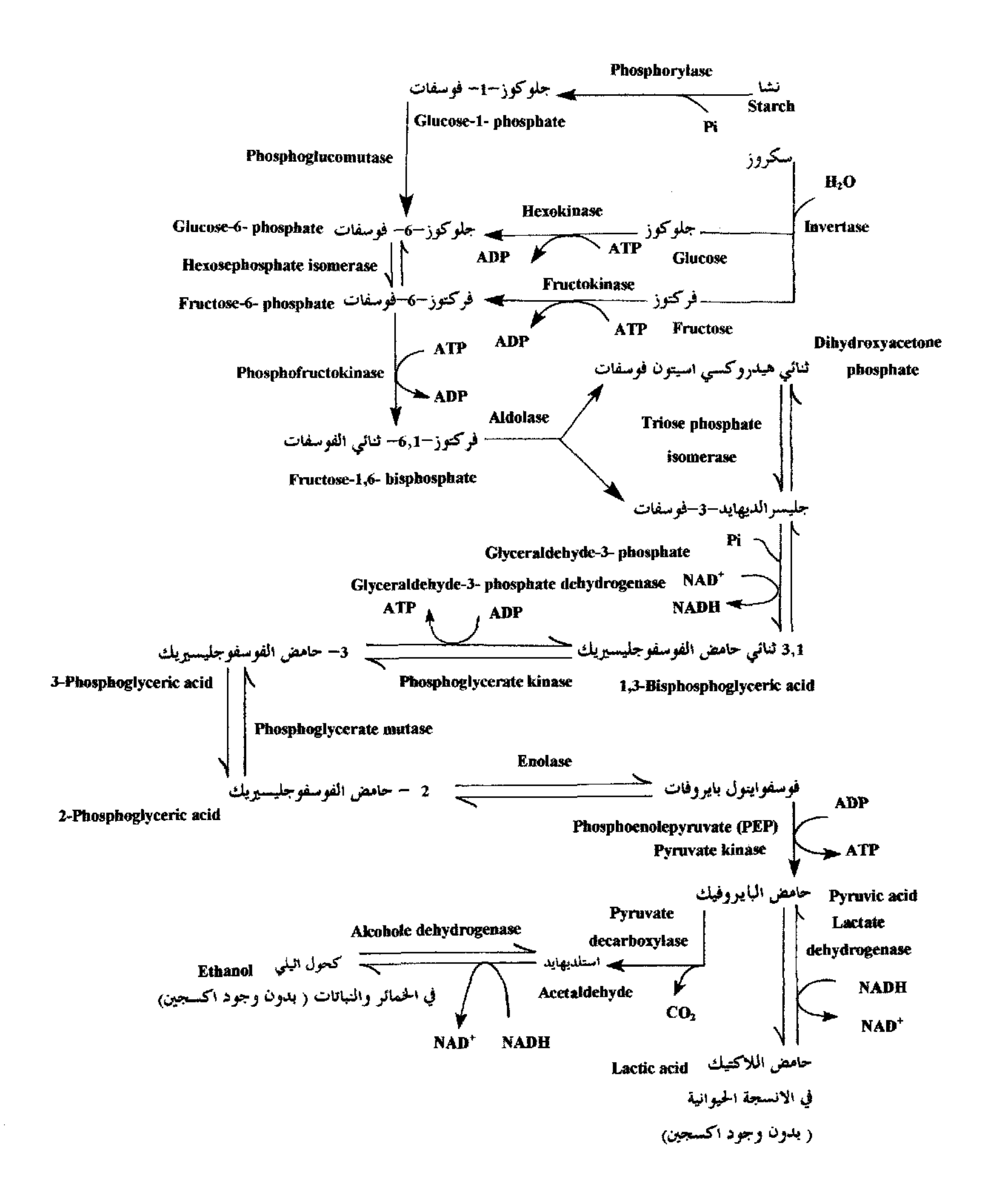
هذا فضلاً عن عملية فسفرة بوجود فوسفات لاعضوية لإنتاج -١، ٣ -ثنائي فوسفو حامض الجليسريك 1,3-Bisphosphoglyceric acid. ومما هو معروف بأن NAD^+ مرافق إنزيمي عضوي يرتبط مع عدد من الإنزيمات التي تسهل تفاعلات الأكسدة والاختزال الخلوية Cellular redox reactions. إن NAD^+ هو الشكل المؤكسد من المرافق الإنزيمي وهذا يمكن أن يُظهر تفاعلاً عكسياً الكترونياً لتكوين NADH جاعلاً من هذا مركباً مختزلاً قوياً نسبياً. وبالتالي فإن NADH يحتفظ بطاقة حرة يمكن أن تتحرر، كما سنلاحظ خلال عمليات الفسفرة التأكسدية ونظام النقل الالكتروني في أغشية المايتوكوندريا الداخلية. إن الأكسدة التالية لـ NADH بوجود الأكسجين بواسطة نظام النقل الالكتروني يحرر طاقة حرة كافية لتوجيه عملية بناء ATP. وأن كل جزيء جلوكوز يدخل مسار التحلل السكري يعطي جزيئين من NADH. إن الحامض الكربوكسيلي المفسفر في كربون رقم (١) (1,3-Bisphosphoglycerate)

```
            O
            ‖
1           CO ~ P
            |
2         H COH
            |
3       H2 CO - P
```

1,3-Bisphosphoglycerate

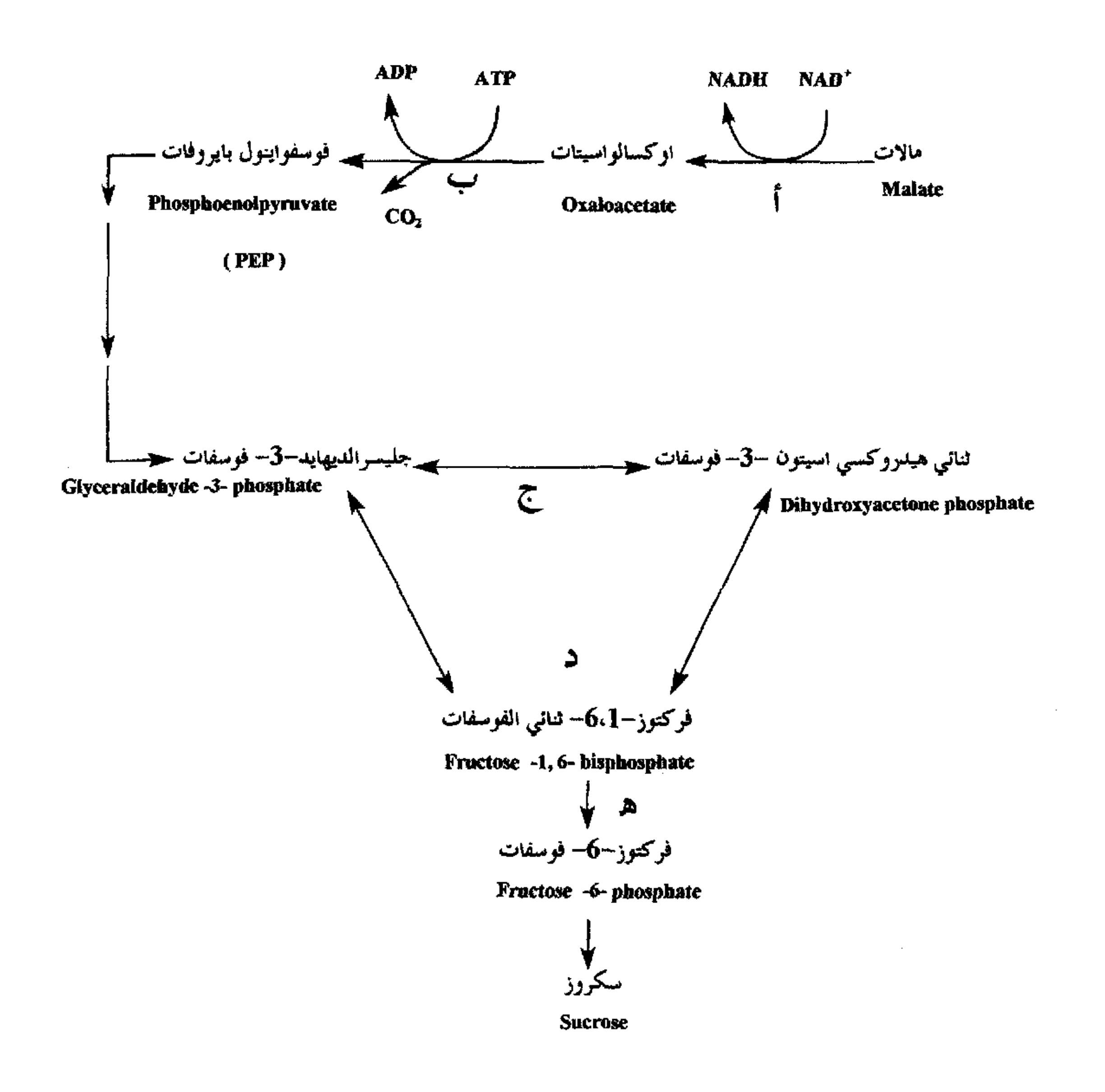
يمثل مركباً حاملاً طاقة حرة كبيرة عند التحلل المائي مما يجعل هذا المركب مانحاً قوياً لمجموعة الفوسفات. وفي الخطوة التالية التي يقوم بتسهيلها إنزيم Kinase فإن الفوسفات في كربون رقم (١) تُنقل إلى ADP لتكوين ATP وحامض٣-فوسفو حامض الجليسريك (3-Phosphoglyceric acid أو 3- PGA). ولكل جزيء جلوكوز يدخل مسار التحلل السكري يعطي جزيئين من ATP من هذه التفاعلات. ولايغيب عن البال بأن هذا النوع من تفاعلات بناء ATP بهذه الطريقة يسمى فسفرة على مستوى مادة التفاعل Substrate level phosphorylation لأن ذلك يتطلب نقل مباشر لمجموعة الفوسفات من جزيء متفاعل إلى ADP لتكوين ATP والذي يختلف عن الفسفرة التأكسدية Oxidative phosphorylation التي تحدث في نظام النقل الالكتروني في المرحلة الأخيرة من التنفس. بعد ذلك يُنقل الفوسفات من كربون (٣) لمركب 3-PGA إلى كربون رقم (٢) ويصاحب ذلك إزالة جزيء ماء لتكوين مركب فوسفو اينول بايروفات Phosphoenolpyruvate (PEP). لمجموعة الفوسفات في PEP طاقة حرة عالية عند التحلل المائي ذلك أنه مانح فوسفات جيد. وفي الخطوة الأخيرة من تفاعلات التحلل السكري فإن إنزيم Pyruvate kinase يسهل عملية فسفرة على مستوى مادة التفاعل أخرى لإنتاج ATP وحامض البايروفيك. هذا التفاعل غير عكسي ويعطي جزيئين من ATP لكل جزيء جلوكوز يدخل مسار التحلل السكري (شكل ١٠-١).

ومن الجدير بالذكر بأن التفاعلات أعلاه يمكن أن تُستغل في تفاعلات عكسية لبناء الجلوكوز من جزيئات عضوية أخرى والتي يُطلق عليها اسم توليد الجلوكوز Gluconeogenesis والتي يمكن ملاحظتها بشكل واضح خلال إنبات البذور في النباتات الراقية مثل الخروع وتباع الشمس التي تختزن كميات كبيرة من الكربون بشكل دهون. خلال إنبات تلك البذور فإن المركبات الدهنية تتحول إلى سكروز (شكل ١٣-١٠). فعندما تتحلل المركبات الدهنية داخل الجلايوكسيسومات Glyoxysomes إلى أحماض دهنية والتي تنتج استل المرافق الإنزيمي أ الذي يدخل دورة جلايوكسليت Glyoxylate cycle ليتكون حامض السكسنيك Succinic acid الذي بدوره يدخل المايتوكوندريا ليشترك بدورة كريبس. وحامض الماليك Malic acid الذي يتكون في تلك الدورة قد يُنقل من المايتوكوندريا إلى السايتوسول حيث تبدأ تفاعلات هي في حقيقتها عكس تفاعلات التحلل السكري لتكوين فركتوز-٦-فوسفات الذي يساهم في بناء السكروز (شكل ١٠-٢).



شكل (١٠-١)

تفاعلات التحلل السكري والتنفس اللاهوائي



شكل (١٠-٢)

تفاعلات توليد الجلوكوز Gluconeogenesis

مفتاح الإنزيمات:

أ - Malic dehydrogenase

ب - PEP carboxykinase

ج - Triose phosphate isomerase

د - Aldolase

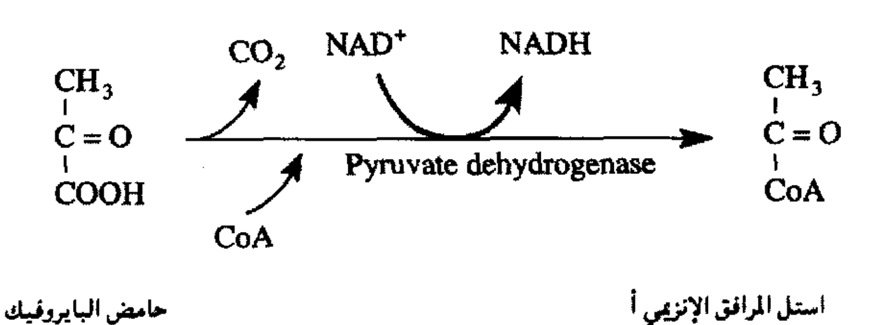
هـ - Pyrophosphate fructose-6-phosphate 1-phosphotransferase

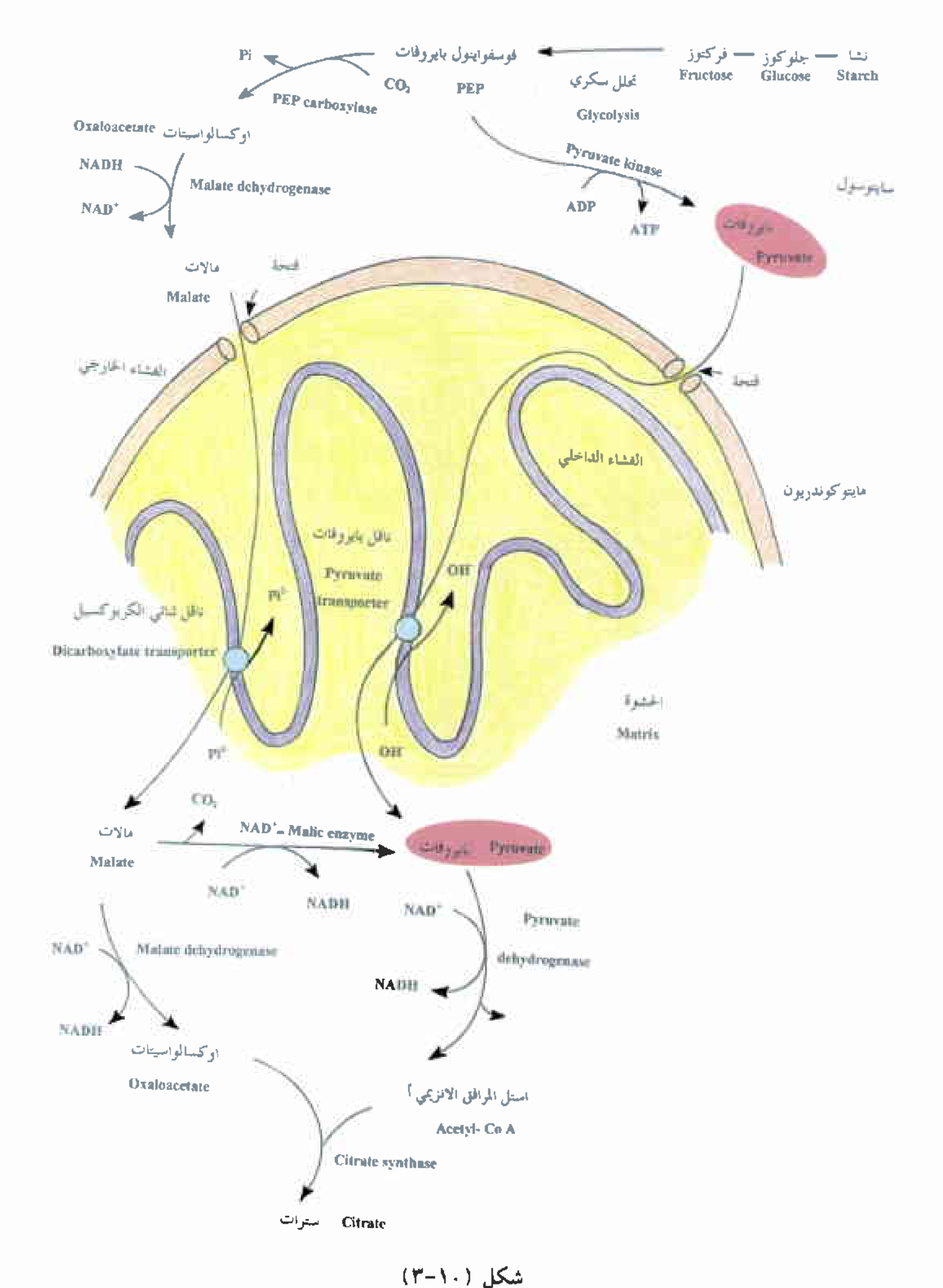
دورة كريبس Krebs Cycle

وهي المرحلة الثانية من مراحل التنفس الهوائي والتي تسمى دورة الحامض الثلاثي الكربوكسيل Tricarboxylic acid cycle (TCA cycle) أو دورة كريبس Krebs cycle نسبة إلى مكتشفها Hans A. krebs الذي افترض سلسلة التفاعلات الدورية في عملية تحليل البايروفات هوائياً. كما يمكن تسميتها بدورة حامض الستريك Citric acid cycle نسبة إلى الحامض العضوي الأول المتكون بعد دخول حامض البايروفيك إلى داخل المايتوكوندريا. وقد وجد أن حامض البايروفيك يدخل بآلية خاصة إلى داخل المايتوكوندريا حيث توجد فتحة كبيرة في الغشاء الخارجي تسمح بمروره وثمة ناقل خاص بالبايروفات Pyruvate transporter في الغشاء الداخلي ويكون ذلك بعملية تبادل خاص بين البايروفات وأيون الهيدروكسيل OH^- ، فتدخل البايروفات إلى حشوة المايتوكوندريا وفي الوقت نفسه تخرج أيونات الهيدروكسيل (شكل ١٠-٣). وتحدث داخل الحشوة تفاعلات انتقالية Transition reactions قبل تفاعلات دورة كريبس الفعلية حيث تحصل تفاعلات تأكسدية ونزع للكربون في سلسلة من تفاعلات لتكوين استل المرافق الإنزيمي أ Acetyl-CoA.

$$(CH_3 - \overset{\overset{\displaystyle O}{\|}}{C} - CoA)$$

وعليه يُنتج NADH وثاني أكسيد الكربون.





شكل (١٠-٣)

دخول البايروفات والمالات للمايتوكوندريا

يُلاحظ وجود ناقل للبايروفات وآخر متخصص لنقل الأحماض ثنائية الكربوكسيل

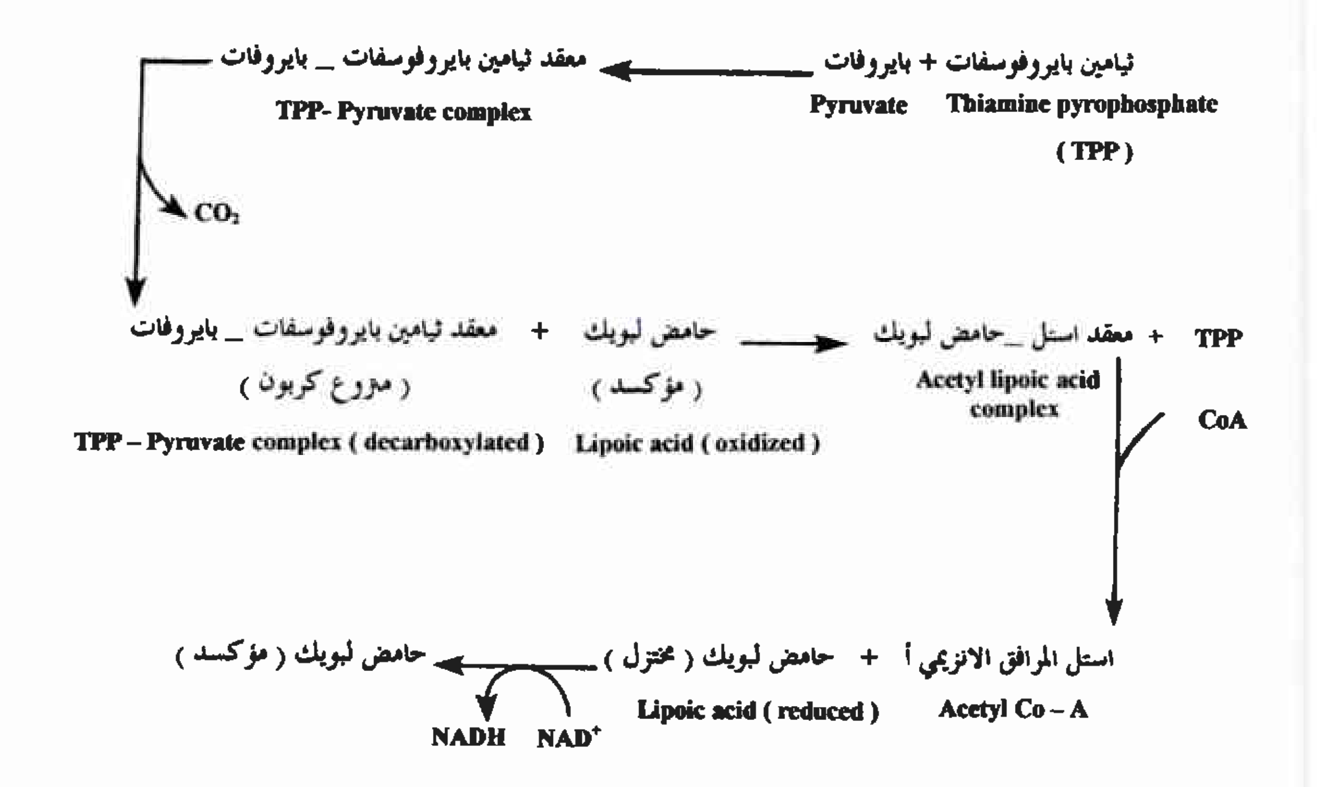
(Taiz and Zeiger, 1998)

إن جزء حامض الأستيك (الخليك) المتبقي من حامض البايروفيك يرتبط برابطة ثايوإستر Thioester bond مع المرافق الإنزيمي أ CoA. ومن الجدير بالذكر فإن إنزيم Pyruvate dehydrogenase يوجد بشكل معقد من مجموعة إنزيمية والتي تسهل مجمل التفاعل أعلاه في مراحل ثلاث منفصلة (شكل ١٠-٤). وبعد هذا التفاعل لايلبث إنزيم Citrate synthase أن يربط استل المرافق الإنزيمي أ مع حامض رباعي الكربون ثنائي الكربوكسيل هو حامض أوكسالو حامض الأستيك (الخليك) (OAA) لتكوين حامض عضوي سداسي ذرات الكربون (حامض الستريك Citric acid). وبوجود إنزيم Aconitase تحصل عملية ترتيب الذرات في حامض الستريك بنزع وإضافة جزيئة ماء لتكوين حامض ايزوستريك Isocitric acid.

وبعد تكوين حامض ايزوستريك يحصل نزع كربون بشكل CO_2 ونزع هيدروجين بشكل NADH لتكوين حامض الفاكيتوجلوتاريك α-Ketoglutaric acid بوجود إنزيم Dehydrogenase. بعد هذا التفاعل تحصل عملية نزع كربون آخر بشكل CO_2 ونزع هيدروجين بشكل NADH لتكوين سكسنايل المرافق الإنزيمي أ Succinyl CoA بمشاركة إنزيم Dehydrogenase والمرافق الإنزيمي أ CoA. وعند هذه النقطة يمكن ملاحظة إنتاج ثلاث جزيئات ثاني أكسيد الكربون لكل جزيء من حامض البايروفيك قد دخلت المايتوكوندريا وهذا يعني حدوث أكسدة تامة للجلوكوز. وتتضمن التفاعلات المتبقية تحول سكسنايل المرافق الإنزيمي أ إلى OAA لضمان استمرار عمل الدورة. وتشمل تلك التفاعلات الحصول على ATP بتحول سكسنايل المرافق الإنزيمي أ إلى حامض السكسنيك Succinic acid حيث يحصل تفاعل يتكون أثناءه ATP بوجود إنزيم Succinyl CoA synthetase. بعدها يتحول حامض السكسنيك إلى حامض الفيوماريك Fumaric acid بوساطة إنزيم Succinate dehydrogenase الذي يرتبط بالأغشية ويكون هذا التفاعل بوجود المرافق الإنزيمي FAD الذي يرتبط بنظام النقل الالكتروني. ويرتبط FAD تساهمياً مع الموقع الفعال لذلك الإنزيم حيث يتحول إلى $FADH_2$

$$FAD + 2e^- + 2H^+ \longrightarrow FADH_2$$

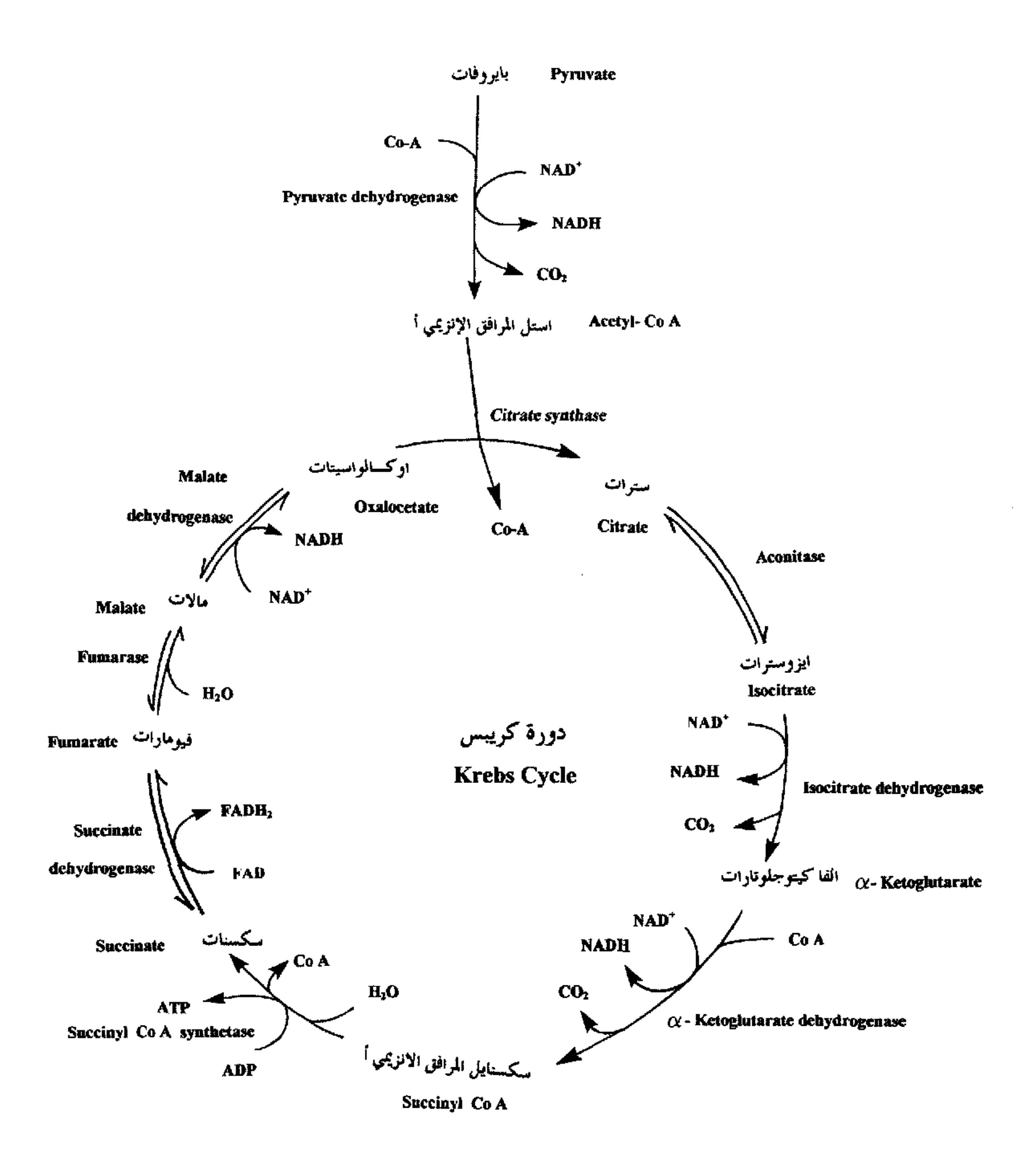
وتُشتق ذرات الهيدروجين من المواد المتفاعلة. وفي التفاعل اللاحق يحصل تفاعل تميؤ للفيومارات Fumarate لإنتاج مالات Malate والتي تتأكسد في آخر تفاعلات دورة كريبس بوجود إنزيم Malate dehydrogenase لتوليد أوكسالواسيتات OAA ثانية مع إنتاج NADH. ويكون OAA مستعداً لتقبل استل المرافق الإنزيمي أ لاستمرار الدورة.



شكل (١٠-٤)

تكوين استل المرافق الإنزيمي أ في المايتوكوندريا

إن حصيلة أكسدة البايروفات في دورة كريبس هي إنتاج ٣ جزيئات CO_2 وخزن معظم الطاقة الحرة بشكل ٤ جزيئات NADH وجزيء واحد $FADH_2$ فضلاً عن إنتاج جزيء واحد من ATP (شكل ١٠-٥). وستكون هناك مناقشة لاحقة لحساب كمية الطاقة الناتجة من أكسدة جزيئة واحدة من السكر السداسي أثناء التحلل السكري ودورة كريبس.

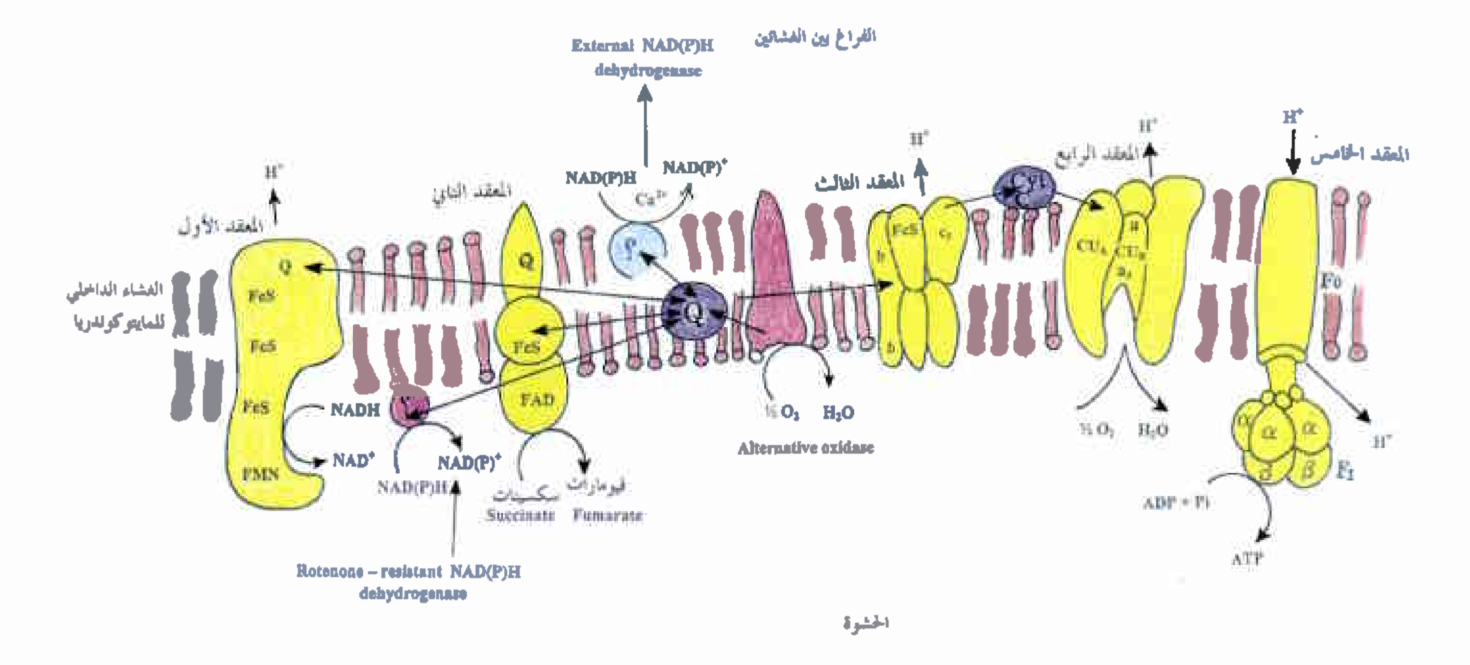


شكل (١٠-٥)

دورة كريبس والتي توضح المركبات المشتركة في التفاعلات والإنزيمات التي تسهل تلك التفاعلات فضلاً عن إنتاج مركبات مختلفة خازنة للطاقة

نظام النقل الالكتروني Electron Transport System

إن الالكترونات المنزوعة من مواد التفاعل خلال عملية التحلل السكري ودورة كريبس تُنقل من المرافقات الإنزيمية NADH و $FADH_2$ المرتبطة مع إنزيمات تلك التفاعلات إلى نظام نقل الكتروني Electron transport system موجود على كرستات Cristae (ثنيات أو أعراف) المايتوكوندريا. وبما أن بعض المركبات الحاملة الالكترونية لذلك النظام هي في حقيقتها جزيئات سايتوكرومية فيسمى هذا النظام أيضاً بنظام السايتوكروم Cytochrome system. وقد وجد أن تلك المركبات هي بروتينات نقل الكترونية منظمة في سلسلة من معقدات خمسة (شكل ١٠-٦) على الغشاء الداخلي للمايتوكوندريا. تتم أكسدة الالكترونات من NADH المتولدة في حشوة المايتوكوندريا خلال دورة كريبس من قبل المعقد رقم (١) (NADH dehydrogenase) والذي بدوره ينقل تلك الالكترونات إلى يوبي كينون Ubiquinone الذي يشبه حامل النقل الالكتروني لعملية البناء الضوئي بلاستوكينون Plastoquinone. تتضمن مركبات النقل في المعقد (١) مركب مرتبط بقوة يسمى فلافين أحادي النيكليوتيد Flavin Mononucleotide (FMN) وهو يشبه فلافين ادينين ثنائي النيكليوتيد Flavin Adenine dimucleotide (FAD) وثلاثة أو أربعة من بروتينات تحوي الكبريت والحديد Iron-Sulfur proteins. أما المعقد رقم (٢) فإنه يشكل إنزيم Succinate dehydrogenase الذي يسهل نزع الالكترونات من حامض السكسنيك Succinic acid لتكوين حامض الفيوماريك Fumaric acid. وتنقل الالكترونات إلى FAD ليكون $FADH_2$. إن المعقد رقم (٢) يحوي إضافة إلى FAD ثلاثة بروتينات تحوي الكبريت والحديد. تُنقل الالكترونات من هذا المعقد إلى مجمع يوبي كينون Ubiquinone. بعد ذلك تُنقل الالكترونات من يوبي كينون Ubiquinone ومنه إلى المعقد رقم (٣) الذي يقوم بأكسدة يوبي كينون Ubiquinone ناقلاً الالكترونات إلى مجموعة سايتوكرومات تنتهي بالسايتوكروم ج Cytochrome C. تُنقل الالكترونات بعد ذلك إلى المعقد رقم (٤) الذي عبارة عن إنزيم Cytochrome C oxidase الذي يحوي سايتوكرومين (a_3,a) وذرتي من نحاس لتسهيل عملية الأكسدة النهائية ولتكوين الماء (شكل ١٠-٦).



شكل (١٠-٦)

شكل توضيحي يبين المركبات الحاملة للالكترونات للغشاء الداخلي للمايتوكوندريا
(Taiz and Zeiger, 1998)

بناء ATP Synthesis ATP

إن انتقال الالكترونات إلى الأكسجين عبر المعقدات من رقم (١) وحتى رقم (٥) مقترنة ببناء ATP. وأن عدد جزيئات ATP المبنية تعتمد على طبيعة المانح الالكتروني. وخلال عملية النقل الالكتروني فإن البروتونات تُنقل من الحشوة إلى المنطقة بين الغشائين Intermembrane space، حيث بمنح زوج من الالكترونات إلى المعقد (١) من قبل NADH فإن زوج من البروتونات تؤخذ من الحشوة. وحينما تمر الالكترونات إلى يوبي كينون Ubiquinone تتحرر بروتونات إلى المنطقة بين الغشائين. وتحدث عملية نقل بروتوني من المعقدات الأخرى. إن ذلك من شأنه أن يكون تدرج بروتوني حاد بين الحشوة والمنطقة بين الغشائين لأن الغشاء الداخلي للمايتوكوندريا غير منفذ للبروتونات وعليه توجه عملية بناء ATP من خلال بروتين غشائي تام Integral membrane protein يُعرف بـ ATP synthase (المعقد الخامس). وهذا النظام يشبه ذلك الموجود في أغشية الثايلاكويد في البلاستيدات الخضر. إن نسبة ATP/H^+ تساوي تقريباً (٣)، ولأن كل (٩) بروتونات منقولة تقابل زوج من الالكترونات المتحركة خلال السلسلة فإن ذلك يعني تكون (٣) جزيئات ATP. لكن ATP المتكون في المايتوكوندريا يمكن استغلاله في أي مكان في الخلية بعكس ATP المتكون في البلاستيدات الخضر حيث أنه يُستغل في تفاعلات تثبيت ثاني أكسيد الكربون فحسب.

أما الالكترونات التي تنتقل من $FADH_2$ و NADH (المتكونة خارج المايتوكوندريا) فإنها تكون جزيئين من ATP. وقد أُطلق على عملية اقتران ADP و Pi خلال عملية النقل الالكتروني لتكوين ATP بالفسفرة التأكسدية Oxidative phosphorylation. إن عملية بناء ATP بالطريقة التي شرحت أعلاه قد وضعها بيتر ميتشل والتي سمّاها النظرية الكيموأزموزية Chemiosmotic theory، والتي نوقشت في الفصل السابع.

حساب مقدار الطاقة الناتجة من أكسدة جزيء جلوكوز

يوضح الجدول (١٠-١) عدد جزيئات ATP المنتجة عند أكسدة جزيء جلوكوز واحد في عمليات التحلل السكري والتفاعل الانتقالي، من حامض البايروفيك إلى استل المرافق الإنزيمي أ، فضلاً عن تفاعلات دورة كريبس.

جدول (١٠-١)

حاصل الطاقة لعملية التحلل السكري ودورة كريبس لكل جزيء جلوكوز

المسار	حاصل ATP لكل جزيء جلوكوز		ATP الكلي
	فسفرة على مستوى مادة التفاعل	الفسفرة التأكسدية	
تحلل سكري	2 ATP	2 NADH = 4 ATP	6 ATP
التفاعل الانتقالي	-	2 NADH = 6 ATP	6 ATP
دورة كريبس	2 ATP	6 NADH = 18 ATP 2 $FADH_2$ = 4 ATP	24 ATP
الإجمالي	4 ATP	32 ATP	36 ATP

إن فرق الطاقة بين المواد المتفاعلة (الجلوكوز والأكسجين) والمواد الناتجة (ثاني أكسيد الكربون والماء) هو ٦٨٦ كيلو سعرة/جزيء جرامي. وهذا هو المقدار الإجمالي للطاقة المتاحة لإنتاج روابط فوسفاتية عالية الطاقة. وأن مقدار الطاقة الموجودة في رابطة واحدة من الفوسفات تساوي ٧٫٣ كيلو سعرة. وبما أن عدد جزيئات ATP الناتجة من أكسدة جزيء جلوكوز هي ٣٦ جزيء فهذا يعني أن مقدار الطاقة المتاحة هو ٢٦٣ كيلو سعرة. وعليه فإن الطاقة المتاحة للعمل داخل الخلية تكون بنسبة ٣٨٪ تقريباً من مجمل الطاقة الموجودة في كل جزيء جلوكوز. وأن باقي الطاقة يتحول بشكل حرارة. إن البيانات أعلاه قد استخلصت من دراسات خارج الخلية In vitro، إلا أنه في دراسات حديثة اتضح أن الطاقة المتاحة الفعلية لكل رابطة فوسفاتية داخل الخلية In vivo تساوي ١٢ كيلو سعرة/جزيء جرامي. وعليه نلاحظ أن مقدار الطاقة الناتجة من أكسدة جزيء جرامي واحد من الجلوكوز هي ٣٨٤ كيلو سعرة وتصبح النسبة تقريباً ٥٦٪ من مجمل الطاقة الحرة المتاحة. إن النسب الأخيرة قد استندت على دراسات أكثر دقة حيث أن عدد جزيئات ATP الناتجة من أكسدة جزيء جلوكوز واحدة هو ٣٢ وليس ٣٦ والتي استندت على حساب نسبة O : ADP حيث اتضح أن عدد جزيئات ATP المتكونة من دخول NADH الناتج من التحلل السكري و $FADH_2$ الناتج من دورة كريبس هو ليس ٢ بل أقل من ذلك وأن عدد جزيئات ATP المتكونة من دخول NADH الناتج من دورة كريبس هو ليس ٣ بل أقل من ذلك. وبحساب دقيق وجد أن عدد جزيئات ATP الناتجة هو ٣٢ بدلاً من ٣٦ عندما يتأكسد جزيء جلوكوز واحد في تفاعلات التحلل السكري ودورة كريبس. وعليه فإن حساب كمية الطاقة الناتجة من أكسدة جزيء جلوكوز واحد أكسدة تامة قد تغيرت وفق الدراسات الحديثة (Taiz and Zeiger, 1998).

الأكسدة اللاهوائية لحامض البايروفيك

Anaerobic oxidation of pyruvic acid

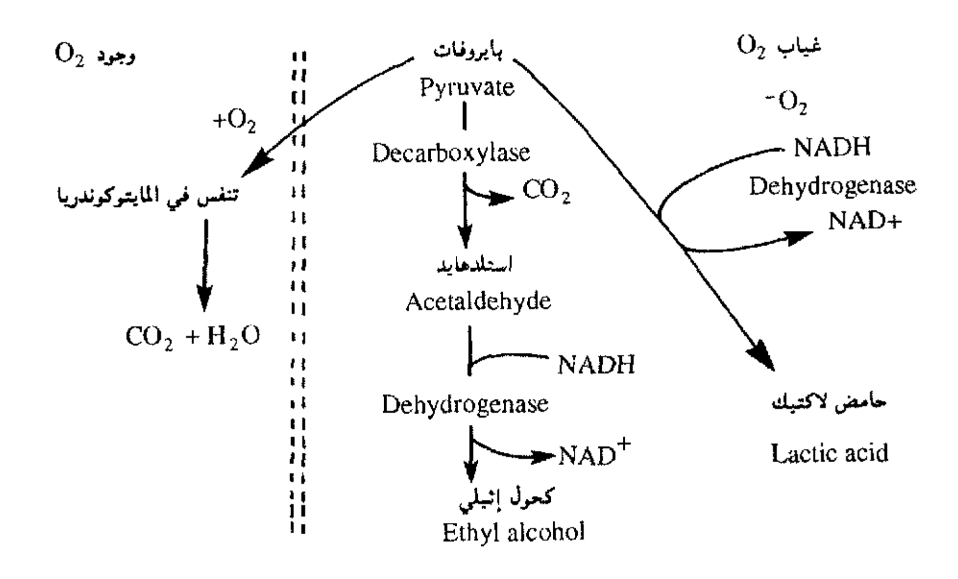
يعتمد مصير حامض البايروفيك الناتج من عملية التحلل السكري على وجود أوغياب الأكسجين. فتحت الظروف الهوائية العادية فإن البايروفات تنتقل إلى المايتوكوندريا حيث تتأكسد إلى ماء وثاني أكسيد الكربون. وقد سبق وأن نوقش ذلك في موضوع التنفس الخلوي من خلال دورة كريبس والنقل الالكتروني والذي انتهى بنقل الالكترونات إلى الأكسجين لتكوين الماء. غير أنه بغياب الأكسجين وتحت ظروف معينة يمكن أكسدة حامض البايروفيك في بعض النباتات الراقية والخمائر لتكوين الكحول الإثيلي وثاني أكسيد الكربون.

$$\underset{\substack{\text{حامض البايروفيك} \\ \text{Pyruvic acid}}}{CH_3-\overset{\overset{O}{\|}}{C}-COOH} \xrightarrow[\text{decarboxylase}]{\text{Pyruvate}} CO_2 + \underset{\text{استلدهايد}}{CH_3-CHO} \underset{\text{Alcohol dehydrogenase}}{\xrightleftharpoons{NADH \quad NAD^+}} \underset{\text{كحول إثيلي}}{CH_3-CH_2-OH}$$

وقد يتعرض النبات الراقي إلى ظروف تكون فيها الجذور مشبعة بالماء، وهذا من شأنه أن يثبط التنفس الخلوي في المايتوكوندريا وتضطر الأنسجة أن تُحرف أكسدة البايروفات عن المسار العادي إلى مسار آخر ألا وهو التخمر الكحولي Alcoholic fermentation ومن الجدير بالذكر بأن الأنسجة الحيوانية وبعض البكتريا لاتحوي إنزيم Decarboxylase فبالتالي يتحول حامض البايروفيك تحت الظروف اللاهوائية إلى حامض اللاكتيك Lactic acid.

$$\underset{\text{حامض البايروفك}}{CH_3-\overset{\overset{O}{\|}}{C}-COOH} \underset{\text{Lactate dehydrogenase}}{\xrightleftharpoons{NADH+H^+ \quad NAD^+}} \underset{\substack{\text{Lactic acid} \\ \text{حامض اللاكتيك}}}{H-\overset{\overset{CH_3}{|}}{\underset{\underset{COOH}{|}}{C}}-OH}$$

والمخطط التالي يوضح مصير البايروفات تحت ظروف وجود وغياب O_2.



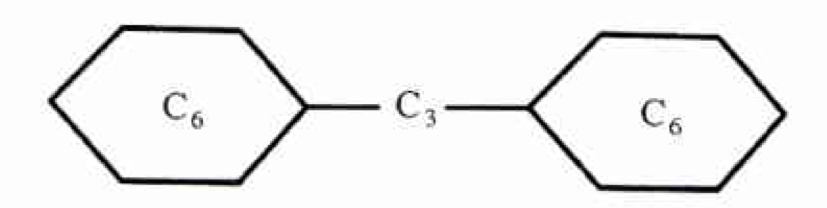
مسار فوسفات السكر الخماسي The Pentose Phosphate Pathway

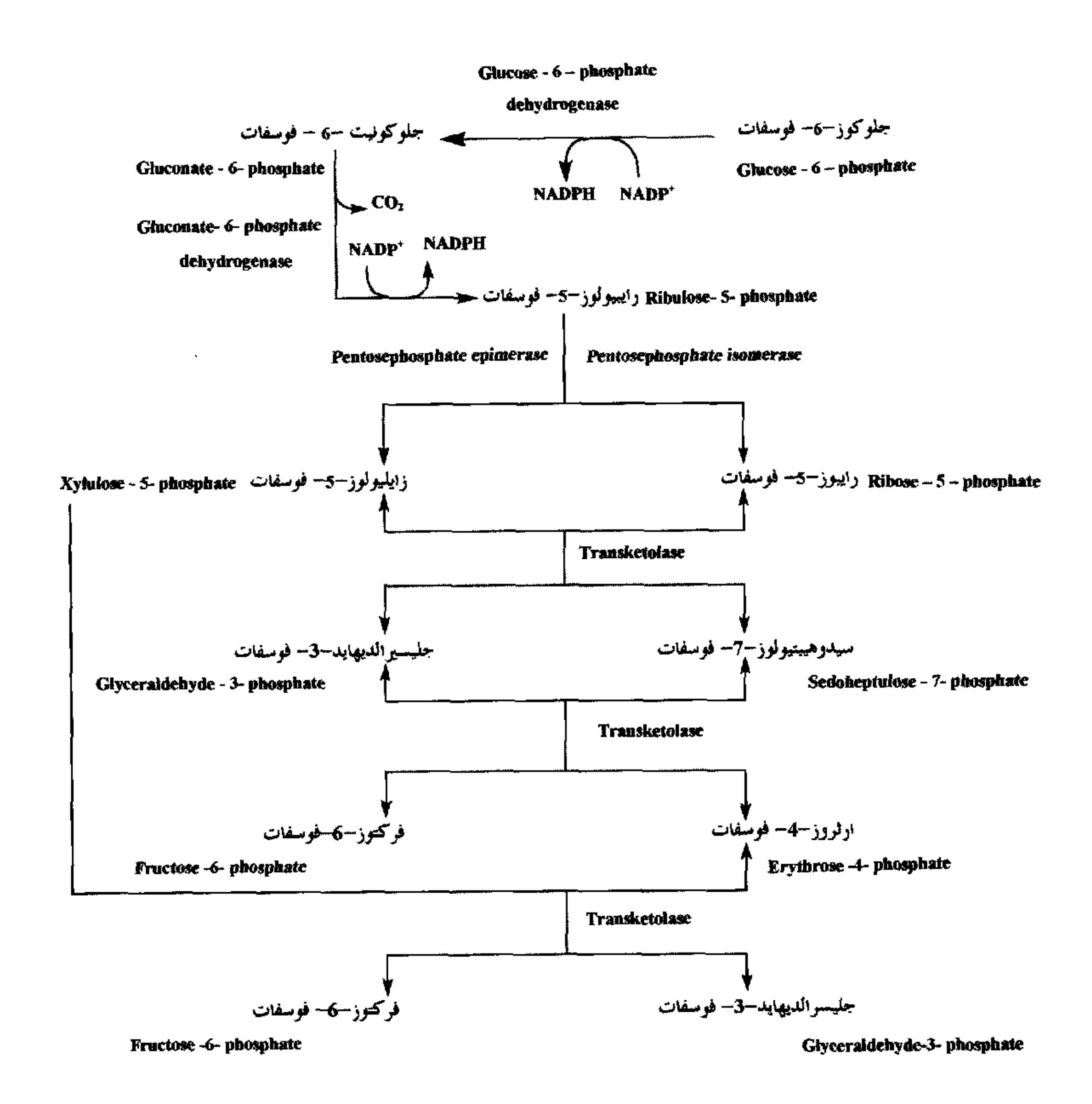
أصبح معروفاً بأن المسار الخاص بالتحلل السكري ليس الطريق الوحيد المتاح لأكسدة الجلوكوز في السايتوسول لخلايا النبات. وعليه فقد اكتشفت تفاعلات أخرى سميت بالمسار فوسفات السكر الخماسي التأكسدي Oxidative pentose phosphate pathway أو تحويله أحادي فوسفات السكر السداسي Hexose monophosphate shunt. ويوضح الشكل (١٠-٧) تفاعلات هذا المسار.

يمثل التفاعلان الأول والثاني من هذه السلسلة أحداث تأكسدية، حيث يتحول في التفاعل الأول جلوكوز-٦-فوسفات إلى جلوكونيت-٦-فوسفات Gluconate-6-phosphate

ويرافق ذلك إنتـــاج NADPH بوجـــود إنزيم Glucose-6-phosphate dehydrogenase. وفي التفاعل الثاني تحدث عملية نزع آخر للهيدروجين (إنتاج NADPH) مع إزالة كربون بشكل CO_2 بوجود الإنزيم Gluconate-6-phosphate dehydrogenase. ويتكون نتيجة لذلك رايبيولوز-٥-الفوسفات Ribulose-5-phosphate الذي يتحول إلى رايبوز-٥-فوسفات Ribose-5-phosphate أو زايليلوز-٥-فوسفات Xylulose-5-phosphate، وتحت سيطرة إنزيمين همـا: Pentosephosphate isomerase و Pentosephosphate epimerase على التـوالي. وتؤدي التفاعلات اللاحقة من المسار إلى تحويل السكريات الخماسية إلى مركبات وسطية خاصة بالتحلل السكري مثل: جليسر الديهايد - ٣ - فوسفات Glyceraldehyde-3-phosphate وفركتوز-٦-فوسفات Fructose-6-phosphate (شكل ١٠-٧).

لقد وجد باستعمال النظائر المشعة أن مسار التحلل السكري أكثر سيادة من مسار فوسفات السكر الخماسي حيث أنه يشكل ٨٠ - ٩٥٪ من إجمالي تدفق الكربون في التفاعلات الحاصلة في السايتوسول. لكن مسار فوسفات السكر الخماسي يؤدي أدواراً متعددة في الأيض النباتي. فمثلاً إنتاج NADPH لايرتبط بالتفاعلات الاختزالية النباتية فحسب بل أيضاً يمكن الاستفادة من الطاقة المخزونة في الكتروناته. فقد وجد أن إنزيمي NADH dehydrogenase أو NADPH dehydrogenase يواجهان السايتوسول على الغشاء الداخلي من المايتوكوندريا. وبمقدور تلك الإنزيمات أكسدة NADPH وبالتالي تمرير الالكترونات إلى المجمع يوبي كينون Ubiquinone الذي سبق ذكره والاستفادة من طاقة أيضية خلوية لبناء ATP واختزال الأكسجين (شكل ١٠-٦). أما السكريات الخماسية مثل رايبوز-٥-فوسفات Ribose-5-phosphate فهي بادئات Precursors سكريات الرايبوز Ribose والرايبوز منزوع الأكسجين Deoxyribose المطلوبة لبناء الأحماض النووية RNA و DNA. كذلك ثمة سكريات رباعية مثل ارثروز-٤-فوسفات Erythrose-4-phosphate والتي ترتبط مع PEP لكي تكون مركبات فينولية نباتية Plant phenolic compounds والتي تشمل أحماض أمينية أروماتية Aromatic amino acids فضلاً عن بادئات اللجنين والفلافونويدات Flavonoids في مسار حامض الشكيميك Shikimic acid pathway.





الشكل (١٠-٧)

مسار فوسفات السكر الخماسي

The pentose phosphate pathway

المسارات الالكترونية البديلة في النباتات

Alternate Electron Pathway in Plants

تحوي النباتات مسارات الكترونية غير المسار العادي الذي يوجد في كافة الكائنات من حيوانات ونباتات وكائنات دقيقة. وفي النباتات يوجد على الأقل ثلاثة من المسارات البديلة:

أ - نازع هيدروجين خارجي External NAD(P)H Dehydrogenase

وهو نظام إنزيمي مؤلف من NAD(P)H dehydrogenase مرتبط بالغشاء الداخلي للمايتوكوندريا ومواجه الفراغ بين الغشائين والذي بمقدوره أن يؤكسد NAD(P)H من السايتوبلازم الذي قد ينشأ في مختلف التفاعلات.

$$NAD(P)H + NAD^{+} \xrightarrow{\text{NAD(P)H dehydrogenase}} NAD(P)^{+} + NADH$$

وتُمنح الالكترونات مباشرة إلى مجمع يوبي كينون Ubiquinone ضمن سلسلة النقل الالكتروني في غشاء المايتوكوندريا الداخلي.

ب - التنفس المقاوم للسيانيد Cyanide-Resistant Respiration

إن معقد السايتوكروم Cytochrome oxidase حساس جداً للسيانيد وأول أكسيد الكربون وغيرها من المركبات المثبطة لامتصاص الأكسجين في الحيوانات. لكن معظم النباتات تُظهر قدراً من المقاومة لتلك المركبات وخصوصاً السيانيد. وتصل نسبة تلك المقاومة إلى ٤٠٪ أو أكثر. ويُطلق على هذا المسار بالمسار البديل The alternative pathway أو التنفس المقاوم للسيانيد Cyanide-resistant respiration. وقد حاول العلماء دراسة خصائص هذا المسار حيث وجد أنه حساس لمشتقات حامض هيدروكساميك Hydroxamic acid derivatives مثل حامض ساليسايل هيدروكساميك Salicylhydroxamic acid (SHAM). وثمة اعتقاد قد ساد لدى بعض علماء فسيولوجيا النبات بأن الإنزيم المسؤول عن امتصاص الأكسجين في هذا المسار هو Cyanide-resistant oxidase الموجود ضمن سلسلة النقل الالكتروني في مايتوكوندريا النبات، بالرغم من أن تفاصيل كثيرة حول آلية عمله لازالت غير معروفة. ويعود السبب في ذلك إلى أنه يبدو غير مستقر ويفقد نشاطه بسرعة خلال عملية الاستخلاص من غشاء المايتوكوندريا. وفي بداية التسعينيات من القرن العشرين الميلادي استطاع بعض الباحثين من عزل وتشخيص المورث (الجين)

المسؤول عن تشفير أحد بروتينات (إنزيمات) المسار البديل. لكن هناك بعض الخصائص المهمة لهذا المسار والتي يمكن إيجازها بما يلي:

١- إن مقاومة السيانيد تعود إلى نقطة تفرع في نظام النقل الالكتروني في أغشية المايتوكوندريا والتي تسبق مركبات السايتوكروم الحساسة لفعل السيانيد. وتقع نقطة التفرع عند مجمع يوبي كينون Ubiquinone وبالتالي فإن الالكترونات بعد هذا المجمع تسير بمسار بديل يختزل الأكسجين بوجود أربعة الكترونات لتشكيل الماء.

٢- يمتاز إنزيم المسار البديل المقاوم للسيانيد Alternative oxidase بأنه معقد بروتيني غشائي تام Integral membrane protein complex ومن المحتمل أنه يواجه الحشوة من الغشاء الداخلي للمايتوكوندريا وأنه يعمل كإنزيم أكسدة واختزال بين يوبي كينون Ubiquinone والأكسجين Ubiquinone: O_2 oxidoreductase بمعنى أنه يستقبل الكترونات من يوبي كينون Ubiquinone ويوصلها إلى الأكسجين.

٣- يتجنب هذا المسار موقعين على الأقل في مسار النقل الالكتروني وبالتالي فلا يُعتقد بأن هناك إنتاج مقدار كبير من الطاقة بشكل ATP ويعتمد ذلك على منشأ الالكترونات المنقولة إذا كانت من المعقد الأول أو الثاني أو من NADH المنتجة في السايتوسول (تفاعلات التحلل السكري مثلاً) وبالتالي فإن مقدار الطاقة المنتجة خلال المسار البديل تكون إما جزيء واحد ATP لكل NADH واحد أو أحياناً لايكون هناك إنتاج ATP بالمرة وإنما تكون الطاقة بشكل حرارة (شكل ١٠-٦).

إن هذا المسار يمكن أن يعمل بالحالة العادية إضافة إلى المسار الالكتروني الأساسي والذي شُرح سابقاً مما دعى إلى تحديد دورة الفسيولوجي والذي يمكن إيجازه بما يلي:

١ - المساهمة في رفع درجة الحرارة في حالات يحتاج لها النبات مثل إنتاج مواد طيارة لجذب الحشرات وللإسراع في عملية التلقيح في الأزهار. وتدعى هذه الفرضية بالتوليد الحراري Thermogenesis.

٢ - يمكن أن يعمل المسار البديل في حالة توافر الطاقة الفائضة. وتسمى هذه الفرضية بفرضية الطاقة الفائضة Energy overflow hypothesis التي استندت على بعض الملاحظات مثل تشبع المسار السايتوكرومي العادي مما يحفز عمل المسار البديل أو أن زيادة مستوى الكربوهيدرات قد يعجل بذلك التحفيز. إن ذلك يعني أن المسار البديل إنما هو صمام أمان للنبات يعمل حينما تكون الظروف غير مؤاتية لعمل المسار العادي بشكل طبيعي.

ج - إنزيم NAD (P) H Dehydrogenase

هذا الانزيم غير حساس للمثبطات روتينون Rotenone وبيريسيدين Piericidin: تمتلك النباتات إنزيماً نازعاً للهيدروجين غير حساس لمثبطات روتينون وبيريسيدين. وقد أُطلق على هذا الإنزيم اسم Rotenone-insensitive dehydrogenase. يؤكسد هذا الإنزيم NAD(P)H الداخلي (في الحشوة) فقط وبالتالي فإنه يقع في الغشاء الداخلي المواجه للحشوة والالكترونات التي تدخل هذا النظام يمكنها توليد جزيئين ATP فقط.

العوامل المؤثرة في عملية التنفس Factors Affecting the Respiration

هناك مجموعة من العوامل المؤثرة في عملية التنفس ومن تلك العوامل:

١- درجة الحرارة Temperature

تتأثر عملية التنفس بدرجة الحرارة كأي عملية من العمليات الحيوية الأخرى. وقد أجريت تجارب على بذور بعض النباتات حيث وجد أن سرعة التنفس تزداد بزيادة درجة الحرارة، لكن خفض درجة الحرارة إلى مادون الصفر المئوي يؤدي إلى تلاشي سرعة التنفس حتى تصبح غير ملحوظة. أما عند درجات الحرارة التي فوق ٣٥°م فإن سرعة التنفس تكون محصلة عاملين متضادين أولهما استمرار التأثير المنشط للحرارة حيث تزداد سرعة التفاعلات الكيميائية لكن من جانب آخر فإن زيادة درجة الحرارة أكثر من ٣٥°م تؤدي إلى جملة من التأثيرات:

١- تناقص النشاط الإنزيمي تدريجياً مع زيادة درجة الحرارة.
٢- عدم دخول الأكسجين بكمية كافية.
٣- تراكم ثاني أكسيد الكربون حيث يؤدي إلى تثبيط التنفس.
٤- عدم كفاية المواد الغذائية القابلة للتأكسد.

ودرجة الحرارة المثلى لمعظم النباتات هي أقصى درجة حرارة تستمر عندها سرعة التنفس ثابتة لاتنخفض بمرور الزمن وتقع الدرجة المثلى لمعظم النباتات بين ٢٠ - ٣٥°م وهي ليست ثابتة لكل النباتات بل تختلف من نبات لآخر.

٢- تركيز الأكسجين الجوي Oxygene Concentration of the Atmosphere

يختلف تأثير تركيز الأكسجين في سرعة التنفس حسب نوع الأنسجة. وقد وجد بعض العلماء في دراساتهم على نباتات مختلفة أن معامل التنفس لايتأثر بخفض تركيز الأكسجين لحد ٩٪، بيد أن خفض الأكسجين إلى ٥٪ أو أقل فإن معامل التنفس للنباتات

يرتفع ارتفاعاً كبيراً عنه في تركيز الهواء العالي. وهذا يدل على أن النباتات الراقية تتنفس تنفساً لاهوائياً بجانب التنفس الهوائي عند خفض تركيز الأكسجين في النسيج في الهواء الجوي عن حد معين وهذا يختلف باختلاف نوع النبات. وعليه فإن ثاني أكسيد الكربون المنطلق من هذه الأنسجة يكون مختلط المصدر. ففي التركيزات المنخفضة من الأكسجين يكون بعض ثاني أكسيد الكربون ناتجاً عن التنفس الهوائي وبعضه الآخر ناتجاً عن التنفس اللاهوائي. وعلى العموم فإن سرعة التنفس النسبية تقل كلما قل تركيز الأكسجين عن ٢٠٪ ويكون هذا النقص حاداً عندما تصل نسبة الأكسجين إلى أقل من ٥٪ في الجو المحيط بالنبات. وقد أُستغلت ظاهرة انخفاض سرعة التنفس إلى نهاية صغرى عند تركيز معين من الأكسجين في عملية حفظ الفواكه. فقد وجد أن ما يتصاعد من ثاني أكسيد الكربون في فترة نضج ثمرة ما ثابت للنوع الواحد. وعليه فإن أية وسيلة لتعطيل إنتاج ثاني أكسيد الكربون لابد وأن تؤخر نضج هذه الثمرة ويمكن أن يتحقق ذلك بالتحكم في تركيز الأكسجين في غرف الخزن.

٣- تركيز ثاني أكسيد الكربون CO_2 Concentration

يختلف تأثير تركيز ثاني أكسيد الكربون في عملية التنفس تماماً كما في حالة الأكسجين باختلاف التركيز ونوع النسيج وفترة التعرض. تنخفض سرعة التنفس إذا زاد تركيز ثاني أكسيد الكربون في الجو المحيط بالأنسجة المتنفسة زيادة كبيرة. وتحت تلك الظروف فإن نسبة الانخفاض في ثاني أكسيد الكربون الناتج أكبر منها في الأكسجين الممتص وعلى ذلك فكلما زاد تركيز ثاني أكسيد الكربون في الجو انخفض معامل التنفس. ومما تجدر الإشارة إليه أن تأثير O_2 و CO_2 ودرجة الحرارة في التنفس قد استغل اقتصادياً في حفظ الفواكه والخضروات. فقد تبين أن حفظ ثمار التفاح في جو يحوي ٥٪ CO_2 و ٣٪ O_2 و ٩٢٪ N_2 وعند درجة حرارة ٤ – ٥° م يؤدي إلى انخفاض سرعة التنفس وغيره من التحولات لدرجة أن الثمار بعد تخزينها لمدة ثمانية أشهر أو أكثر في الظروف السابقة كانت أجود من ثمار مماثلة حفظت لمدة أقل في أماكن الحفظ العادية ولو كانت درجة الحرارة عند الصفر المئوي.

٤- تركيز مادة التنفس Substrate Concentration

تؤدي زيادة تركيز المادة الغذائية الذائبة في الخلايا إلى زيادة في معدل التنفس حتى درجة معينة تصبح بعدها العملية محددة بعامل آخر. وقد سجلت ملاحظات كثيرة حول هذا الموضوع حيث لاحظ كثير من الباحثين أن تنفس الخيوط الفطرية أو الأوراق الصفر وغيرها من الأنسجة النباتية كأقراص جذور البنجر ودرنات البطاطس يزداد

عند غمرها في محاليل السكريات المختلفة خاصة السكروز والجلوكوز والفركتوز والمالتوز. كما يزداد كذلك تنفس الأوراق الخضر في الظلام عقب تعرضها للضوء مدة كافيةوذلك لأن قيام الأوراق بعملية البناء الضوئي يؤدي إلى زيادة محتواها من السكر أما إذا تُركت الأوراق في الظلام مدة طويلة فإن سرعة التنفس لاتلبث أن تنخفض نتيجة لتناقص محتواها السكري ويستمر هذا الانخفاض فترة من الزمن ثم يعقبه ارتفاع بالرغم من استمرار النقص في المحتوى الكربوهيدراتي غير أن هذا الارتفاع المؤقت لايلبث أن يعقبه انخفاض في سرعة التنفس حتى تموت الخلايا وقد فسر الارتفاع الثاني بأنه نتيجة لاستعمال بروتين السايتوبلازم نفسه في التنفس بعد نفاذ المواد الكربوهيدراتية.

٥- المحتوى المائي للأنسجة Water Content of Tissues

يؤثر الماء في التنفس تأثيراً كبيراً، يتضح ذلك في دراسات على البذور المختلفة فقد وجد أنه في حدود معينة يؤثر المحتوى المائي لدرجة كبيرة على سرعة التنفس فزيادة المحتوى المائي لحبوب القمح مثلاً من ١٢٪ (التي تحويها الحبوب الجافة) إلى ١٦٪ يؤثر تأثيراً ضئيلاً على التنفس، ولكن زيادة المحتوى المائي من ١٦ - ١٧٪ تسبب ارتفاعاً كبيراً في سرعة التنفس، ويُعزى انخفاض التنفس عندما يكون المحتوى المائي للبذور قليلاً إلى أن معظم مابها من ماء يوجد في صورة مرتبطة لاتتيسر لعمليات التحلل المائي وبالتالي لاتتحلل المواد العضوية المدخرة إلى مواد بسيطة يمكن استعمالها في التنفس. كذلك يسبب نقص المحتوى المائي لأغشية الخلية إلى ضعف نفاذيتها للأكسجين وثاني أكسيد الكربون. أما حينما تزداد نسبة الماء من ١٦ - ١٧٪ في حالة حبوب القمح فإن هذه الزيادة تساعد في الإسراع بعمليات التحلل المائي وتزداد نتيجة لذلك عملية التنفس.

٦- الضوء Light

ليس من اليسير الحكم على مدى التأثير المباشر للضوء في عملية التنفس، إذ أن الزيادة الناتجة في معدل التنفس عند تعرض الأنسجة النباتية للضوء ضئيلة لاتكاد تذكر خاصة إذا كانت خالية من المادة الخضراء. أما في الأنسجة الخضر فيكون تأثير الضوء على التنفس غير مباشر إذ أن الزيادة فيه تعزى إلى ما يتكون من مادة التنفس أثناء البناء الضوئي. وفي حالات الإضاءة الشديدة ترتفع درجة حرارة الأنسجة فتزداد سرعة التنفس فيكون تأثير الضوء في هذه الحالة غير مباشر. هذا فضلاً عن حدوث سلسلة من تفاعلات تُعرف بالتنفس الضوئي Photorespiration حيث تزداد سرعة عملية

التنفس عندما تُستغل نواتج عملية البناء الضوئي ودخولها في تفاعلات غير التفاعلات الخاصة ببناء المواد السكرية حيث يُمتص O_2 ويُطرح CO_2 وكما تم توضيحه في الفصل التاسع. وفي النباتات المتشحمة (العصارية) يزداد انطلاق CO_2 في الضوء نتيجة لتحلل الأحماض العضوية التي تراكمت داخل الأنسجة في الظلام. وعلى ذلك فإن النقص في CO_2 الناتج من هذه الأنسجة وهي في الظلام يكون مرده إلى تأكسد السكر جزئياً إلى أحماض عضوية تمتص CO_2 لتكوين حامض الماليك.

وهناك عوامل أخرى تؤثر في عملية التنفس مثل إضافة بعض المواد الكيميائية كالأملاح المعدنية والقلويات والمواد العضوية السامة.

من ص ١٢٥ وحتى الأخير

الفصل الحادي عشر

أيض الكربوهيدرات
Carbohydrate Metabolism

الكربوهيدرات مركبات عضوية تتركب من الكربون والهيدروجين والأكسجين. ويوجد الهيدروجين والأكسجين في تلك المركبات بنفس نسبة وجودهما في الماء. وتشترك معظم مركبات الكربوهيدرات بالتركيب $Cn(H_2O)n$. كما أن الكربوهيدرات تشكل بصورة أو بأخرى معظم المكونات العضوية لعالم الكائنات الحية. وتؤدي هذه المركبات في النبات الأدوار نفسها التي تؤديها في الحيوانات والكائنات الدقيقة لأنها مصادر أساسية لتكوين الطاقة بشكل ATP في عملية التنفس كما في السكريات الذائبة (الأحادية والثنائية وغيرها) وكذلك في المركبات غير الذائبة المعقدة مثل النشا والفركتانات Fructans (عديد التبلمر Polymer من الفركتوز). وتشكل المركبات الأخيرة مركبات خزن رئيسية في النباتات. وهناك مركبات كربوهيدراتية أخرى مثل السليلوز وأشباه السليلوز (الهيميسليلوز Hemicellulose) والبكتين حيث تؤدي وظائف هيكلية للنبات بما تمنحه من دعم وإسناد. ويمكن أن ترتبط الكربوهيدرات مع البروتينات والدهون لتشكل الدهون السكرية Glycolipids والبروتينات السكرية Glycoproteins والتي تؤدي دوراً مهماً في تركيب وثبات وفعالية الأغشية البلازمية. وثمة مركبات معقدة أخرى توجد في بعض العوائل النباتية كالعائلة المركبة Compositae مثل مركب الأنيولين Inulin الذي يعد مركباً مختزناً وهو مؤلف من وحدات فركتوز (٣٥ وحدة) ترتبط بالروابط بيتا ٢-١ β(2-1) (شكل ١١-١).

تقسيم الكربوهيدرات Classification of Carbohydrates

قبل مناقشة أيض الكربوهيدرات لابد من إعطاء فكرة موجزة عن تقسيم المواد الكربوهيدراتية وخصائصها العامة:

أ - السكريات الأحادية Monosaccharides

وهي المواد الكربوهيدراتية الأقل تعقيداً ولاتعطي عند تحللها تحللاً مائياً مواد كربوهيدراتية أبسط وعدد ذرات الكربون فيها يتراوح بين ٣ - ٧. وهي عموماً سكريات مختزلة لوجود مجاميع ألديهايد CHO- والكيتون C = O

× السكريات ثلاثية ذرات الكربون Trioses

ومن أبرز الأمثلة: جليسر ألديهايد Glyceraldehyde

```
        H
        |
1       C = O
        |
2       CHOH
        |
3       CH2OH
```

وثنائي هيدروكسي الأسيتون Dihydroxyacetone

```
1       CH2OH
        |
2       C = O
        |
3       CH2OH
```

وهذه السكريات تُنْتَجْ أثناء عملية البناء الضوئي كما أنها مركبات وسطية خلال عملية التحلل السكري Glycolysis.

× السكريات رباعية ذرات الكربون Erythroses

وهي سكريات من مركبات دورة كالفن Calvin cycle (الدورة ثلاثية الكربون C_3 cycle)وخلال مراحل دورة فوسفات السكر الخماسي كما سبق ذكره في الفصلين التاسع والعاشر.

```
      H
      |
      C = O
      |
  H - C - OH
      |
  H - C - OH
      |
      CH2OH
```

شكل (١١-١)

تركيب الأنيولين Inulin

يتألف من ٣٥ جزيئة تقريباً من الفركتوز

× السكريات خماسية ذرات الكربون Pentoses

وهي سكريات ذات ٥ ذرات كربون يمكن ملاحظتها في دورة كالفن ودورة فوسفات السكر الخماسي مثل:

Ribulose	Xylulose	Ribose
$\begin{array}{l} CH_2OH \\ C=O \\ H-C-OH \\ H-C-OH \\ CH_2OH \end{array}$	$\begin{array}{l} CH_2OH \\ C=O \\ HO-C-H \\ H-C-OH \\ CH_2OH \end{array}$	$\begin{array}{l} H-C=O \\ H-C-OH \\ H-C-OH \\ H-C-OH \\ CH_2OH \end{array}$
رايبيولوز	زايليولوز	رايبوز

ومن الجدير ذكره أن سكر الرايبوز والرايبوز منقوص الأكسجين 2-Deoxy-D-Ribose تشكلان مكونات الأحماض النووية RNA و DNA على التوالي.

$$\begin{array}{l} H-C=O \\ H-C-H \\ H-C-OH \\ H-C-OH \\ CH_2OH \end{array}$$

2-Deoxy-D-Ribose

وهناك سكريات خماسية ذرات الكربون تشكل مكونات رئيسية للجدر الخلوية فعلى سبيل المثال سكريات الزايلوز D-xylose تشكل أشباه السليلوز (زيلانات Xylans)، بينما سكر ارابينوز L-Arabinose يشكل المواد البكتية ارابينانات Arabinans.

D-Xylose	L-Arabinose
$\begin{array}{l} H-C=O \\ H-C-OH \\ HO-C-H \\ H-C-OH \\ CH_2OH \end{array}$	$\begin{array}{l} H-C=O \\ H-C-OH \\ HO-C-H \\ HO-C-H \\ CH_2OH \end{array}$
زايلوز يميني	ارابينوز يساري

* السكريات سداسية ذرات الكربون Hexoses

ومن أهم سكريات هذه المجموعة هي الجلوكوز Glucose والفركتوز Fructose والمانوز Mannose والجالاكتوز Galactose (شكل ١١-٢) والتي توجد في معظم النباتات إما

بشكل مكونات معقدة أو ذائبة في الخلية بصورة حرة. وببساطة يمكن ملاحظة فروقات بسيطة في التراكيب الكيمياوية لتلك السكريات. فعلى سبيل المثال توجد فروقات بسيطة في كربون رقم (١) و (٢) بين الجلوكوز والفركتوز والمانوز بينما يختلف الجالاكتوز عن الجلوكوز في موقع مجموعة الهيدروكسيل على كربون رقم (٤). وتحوي السكريات سداسية ذرات الكربون عدد من ذرات كربون غير متناظرة Asymmetric carbons (حاوية على ٤ مواقع استبدالية) وبالتالي تسمح بوجود أشباه ستيرية ثنائية Diastereoisomers متعددة ومختلفة من الجوانب الفيزيائية والكيميائية والأحيائية والتي تعرف من خلال أسمائها المذكورة أعلاه. غير أن تلك السكريات قد توجد بأشكال على هيئة صور مرآتية Mirror images التي تكون متماثلة بالخصائص الفيزيائية عدا التدوير الضوئي Optical rotation. ويُقصد بذلك بأنه عند مايمر خط من الضوء المستقطب خلال محلول نقي لتلك المركبات سيدور إلى جهة اليسار Levorotatory أوإلى جهة اليمين Dextrorotatory ويعتمد ذلك على الصورة المرآتية الموجودة في المحلول. وقد وضع الحرف D أو إشارة + قبل اسم السكر إذا كان التدوير جهة اليمين أو الحرف L أو إشارة − إذا كان التدوير جهة اليسار. فعلى سبيل المثال هناك D(+) glucose و L(-) glucose.

جلوكوز يميني D-Glucose | مانوز يميني D-Mannose | فركتوز يميني D- Fructose | جالاكتوز يميني D-Galactose

شكل (١١-٢) بعض أنواع السكريات السداسية ذرات الكربون

D(+) glucose		L(-) glucose
H - C = O	1	H - C = O
H - C - OH	2	HO - C - H
HO - C - H	3	H - C - OH
H - C - OH	4	HO - C - H
H - C - OH	5	HO - C - H
CH_2OH	6	CH_2OH

D(+) glucose — جلوكوز يميني

L(-) glucose — جلوكوز يساري

وقد وجد في السكريات سداسية ذرات الكربون أن مجموعة الهيدروكسيل على الكربون رقم (٥) هي التي تحدد نوع السكر إذا كان D أو L. ويلاحظ أن مجموعة OH- في السكر D تكون جهة اليمين، وفي حالة السكر L تكون مجموعة OH- على جهة اليسار من السلسلة. ومن الجدير بالملاحظة أن كافة السكريات الموجودة في النباتات إنما هي في الشكل D عدا الجالاكتوز (L-galactose) الموجود في الآجار Agar.

× التركيب الحلقي Ring Structure

في المناقشة السابقة كان التأكيد على أن السكريات سداسية ذرات الكربون بشكل سلسلة مستقيمة، لكن هذه المركبات توجد على نطاق واسع بأشكال دائرية أو حلقية. ففي السلسلة الكربونية للجلوكوز هناك ٤ مراكز لعدم التناظر Asymmetry (ذرات الكربون رقم ٢، ٣، ٤، ٥). وإذا اقترب الكربون رقم (١) وكربون رقم (٥) من بعضهما البعض وكما يحصل في المحلول تتكون قنطرة من الأكسجين بين هذين الكربونين مما يؤدي إلى تكوين مجموعة هيدروكسيل على كربون رقم (١) وهذا من شأنه أن يكون مركز عدم تناظر حول كربون رقم (١) وفي هذه الحالة فإن لجزيء الجلوكوز (٥) ذرات كربون غير متناظرة بدلاً من (٤). وأن مجموعة الهيدروكسيل OH- قد تكون في موقع الفا α أو موقع بيتا β عند كربون رقم (١). وهذا يضيف خاصية جديدة لتقسيم الكربوهيدرات. وأن الفا وبيتا جلوكوز يبدوان متشابهين لدرجة كبيرة في التركيب غير أنهما مختلفان تماماً في خصائصهما الفيزيائية والكيميائية والأحيائية كما يتضح ذلك لاحقاً (شكل ١١-٣).

H - C = O	1	H - C - OH
H - C - OH	2	H - C - OH
HO - C - H	3	HO - C - H (O)
H - C - OH	4	H - C - OH
H - C - OH	5	H - C
CH_2OH	6	CH_2OH
D(+) glucose		D(+) glucose
تركيب بشكل سلسلة		تركيب حلقي

يعد سكر الجلوكوز أكثر السكريات سداسية ذرات الكربون انتشاراً في النباتات لأنه شائع في معظم الخلايا النباتية ويتحول بسهولة إلى سكر الفركتوز. كما أنه مادة التنفس الأساسية في النبات. وبتراكم هذا السكر تتكون مركبات تخزن بشكل نشا أو مركبات هيكلية للخلايا النباتية بشكل سليلوز. وسكر الفركتوز شائع في خلايا كثير من ثمار أشجار الفاكهة ويفوق في تركيزه أحياناً سكر الجلوكوز والسكروز Sucrose. كذلك يعد سكر الفركتوز مادة التنفس الأساسية وهو سهل الانتقال بين خلايا النبات. وعندما يتراكم بكميات كبيرة فإنه يكون الأنيولين (وهي مادة عديدة التسكر للتخزين في بعض أنواع العائلة المركبة Compositae). أما سكر المانوز فهو شائع في جدر خلايا النبات، وسكر الجالاكتوز يدخل في تركيب السكريات الثلاثية Trisaccharides مثل سكر رافينوز Raffinose الذي يوجد في بذور القطن والشعير والبنجر.

× السكريات سباعية ذرات الكربون Sedoheptulose

وهي سكريات ذات ٧ ذرات كربون شائعة في خلايا النبات التي تقوم بعملية البناء الضوئي (دورة كالفن). كما يمكن ملاحظة هذا السكر في دورة فوسفات السكر الخماسي Pentose phosphate cycle والتي نوقشت في الفصل العاشر.

CH_2OH
C = O
HO - C - H
H - C - OH
H - C - OH
H - C - OH
CH_2OH

Sedoheptulose
سيدوهيبتيولوز

بيتا- جلوكوز يميني   الفا-جلوكوز يميني

β - D – Glucose α - D – Glucose

شكل (١١-٣)

التركيب الحلقي لجزيء جلوكوز ألفا وبيتا

ب - سكريات أوليجو Oligosaccharides

١- السكريات الثنائية Disaccharides

وهي السكريات الناتجة من اتحاد جزيئين من السكريات الأحادية. وأهم السكريات الثنائية الشائعة في النبات:

أ - المالتوز Maltose

يسمى هذا السكر أحياناً بسكر الشعير ويتألف من جزيئين D-glucose يرتبطان برابطة الفا (١ ——← ٤) $\alpha\ (1 \longrightarrow 4)$ وتشير الأرقام إلى الكربونات المشمولة في ربط جزيئين من الجلوكوز. ويتكون هذا السكر نتيجة لتحلل النشا. وهذا السكر من السكريات المختزلة.

ب - السكروز Sucrose

ويسمى هذا السكر أحياناً سكر المائدة ويتألف من جزيء جلوكوز وآخر فركتوز، والسكروز غير مختزل بالرغم من أن السكريات الأحادية المشكلة له مختزلة. ويعود السبب في ذلك أن المجاميع المختزلة لسكري الجلوكوز والفركتوز تدخل في تشكيل الرابطة التي تربطهما لتكوين السكروز.

ج - سيلوبيوز Cellobiose

وهو سكر ناتج عن تحلل السليلوز أو اللجنين Lignin ويتركب هذا السكر من جزيئين D-glucose ترتبطان بالرابطة بيتا (١ ←——→٤) β (1——→4) . كذلك فإن هذا السكر من السكريات المختزلة.

٢- السكريات الثلاثية Trisaccharides

وتتألف هذه السكريات من ثلاثة سكريات أحادية. ومن أهم السكريات الثلاثية جينتيانوز Gentianose ورافينوز Raffinose والتي توجد في العديد من النباتات. يتألف السكر جينتيانوز من جزيئين جلوكوز وجزيء فركتوز، بينما السكر رافينوز يتألف من جلوكوز وفركتوز وجالاكتوز. وكلا جينتيانوز ورافينوز من السكريات غير المختزلة. وتوجد السكريات الثلاثية في أوراق بعض النباتات لكن كميات كبيرة منها قد وجدت في أعضاء التخزين في النبات مثل البذور حيث تراكمت خلال تكوين تلك البذور عندما فقدت كميات من الماء. وهذه السكريات تستهلك فيما بعد أثناء إنبات البذور.

٣- السكريات الرباعية Tetrasaccharides

وهي مؤلفة من ٤ وحدات من السكريات الأحادية مثل ستاكيوس Stachyose والتي وجدت في العديد من النباتات. يتألف هذا السكر من جلوكوز وفركتوز وجزيئين من جالاكتوز. وأنه السكر الرئيسي المنقول في بعض الأنواع النباتية.

ج - السكريات المتعددة Polysaccharides

وهي عبارة عن تراكم عدد كبير من سكريات أحادية مثل خماسيات وسداسيات ذرات الكربون. وتعد هذه السكريات مواد للتخزين وبناء هيكل النبات حيث تشكل مواد أساسية في بناء جدر الخلايا. وهي بشكل عام غير ذائبة في الماء وليست حلوة المذاق كما هو الحال في السكريات الأخرى وقسم منها قابل للتشرب مما يؤكد دورها في عملية إيصال الماء خلال جسم النبات. وفيما يلي أهم تلك السكريات:

١- النشا Starch

وهي مادة للتخزين الأساسية في النبات حيث بتراكم جزيئات الجلوكوز في عملية البناء الضوئي يتكون النشا والذي يكون بشكل حبيبات نشا Starch grains. ويمكن

ملاحظة الحبيبات النشوية في الأوراق الخضر وأعضاء التخزين في النبات مثل البذور والدرنات والجذور والرايزومات والأبصال. يتألف النشا من نوعين من مركبات عديدة التسكر هما الأميلوز Amylose والأميلوبكتين Amylopectin. وكلا النوعين من هذه المركبات مؤلفة من وحدات من سكر الجلوكوز اليميني D-glucose. والأميلوز سلسلة عديدة التبلمر مستقيمة من وحدات سكر الجلوكوز؛ بينما الأميلوبكتين سلسلة عديدة التبلمر متفرعة. وقد وجد أن وحدات الجلوكوز في الأميلوز مرتبطة بروابط ألفا (١ ←٤) $\alpha (1 \longrightarrow 4)$، وبالمقابل فإن وحدات الجلوكوز في الأميلوبكتين مرتبطة بنوعين من الروابط، فإضافة إلى ألفا (١ ←٤) هناك روابط من نوع ألفا (١ ←٦) $\alpha (1 \longrightarrow 6)$، وثمة عدداً من البحوث العلمية تؤكد وجود روابط ألفا (١ ←٣) $\alpha (1 \longrightarrow 3)$. وهناك بعض الاختلافات والفروق بين الأميلوز والأميلوبكتين، فالأول أكثر ذوباناً في الماء من الثاني، كما أن ظهور الطبقات النشوية في الحبيبات النشوية بألوان مختلفة بعد إضافة اليود إليها إنما يعود إلى هذين النوعين من المركبات (شكل ١١-٤).

أ- أميلوز
Amylose

ب- أميلوبكتين
Amylopectin

شكل (١١-٤)

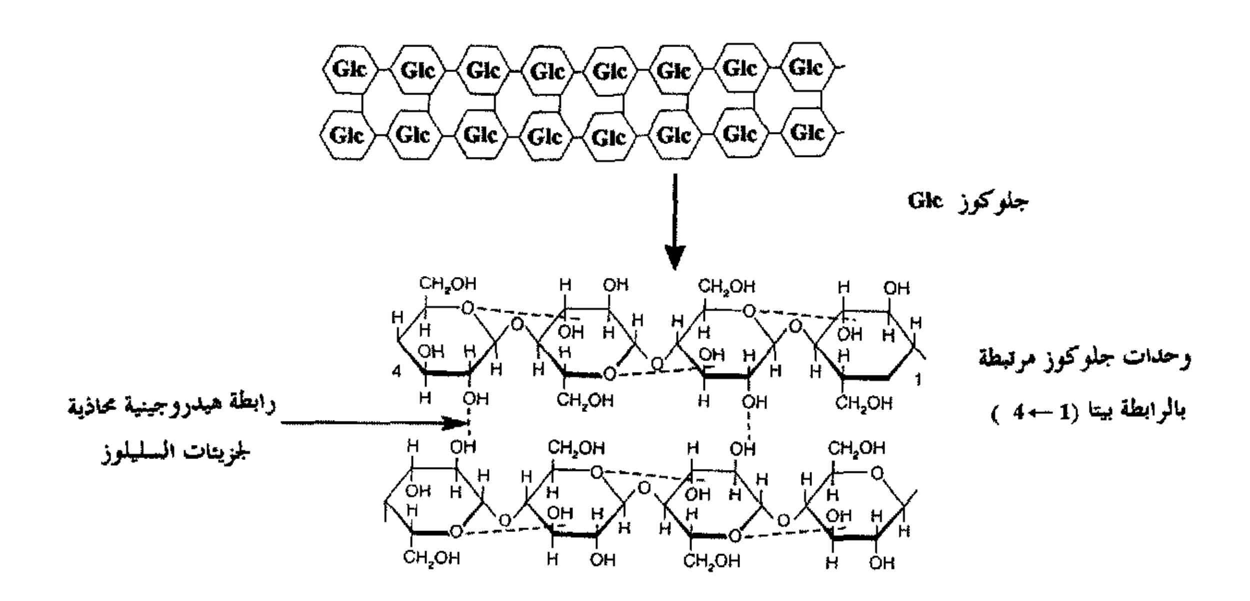
تركيب النشا

أ - الأميلوز Amylose

ب - الأميلوبكتين Amylopectin

٢- السليلوز Cellulose

وهو مركب عديد التسكر من وحدات سكر الجلوكوز اليميني D-glucose تترابط بروابط بيتا (١ ←—— ٤) (4→——1) β (شكل ١١-٥) وتشكل سلسلة مستقيمة وهو المادة الرئيسية التي تكون مكونات الجدر الخلوية في النبات وأكثر المواد العضوية توافراً على وجه الأرض. يشكل السليلوز نسبة ٢٥ - ٣٠٪ من الجدر الابتدائية للعديد من النباتات، بينما تزداد هذه النسبة كي تصل إلى أكثر من ٤٠٪ في الجدر الثانوية. ويعد السليلوز من المركبات الخاملة والتي يمكن تحليلها بأحماض مركزة مثل حامض الكبريتيك والهيدروكلوريك أو محلول مركز من هيدروكسيد الصوديوم. والسليلوز غير ذائب في الماء لكن يمكن أن يذوب في محلول أمونيا مذاب فيه أملاح النحاس Ammoniacal solutions of cupric salts. ومن الجدير بالذكر فإن ليس للسليلوز قيمة غذائية للنبات مقارنة مع النشا الذي يؤدي دوراً رئيسياً كمادة مختزنة توفر الطاقة والمركبات الوسطية عند تحلله ودخول الناتج في تفاعلات التنفس.



شكل (١١-٥)

تركيب السليلوز

٣- المواد البكتية Pectic Compounds

وهي مواد كربوهيدراتية لزجة ذائبة في الماء وذات خصائص غروانية والتي تشكل مادة الصفيحة الوسطى Middle lamella للخلايا النباتية حيث تؤدي دوراً رئيسياً في تماسك الخلايا مع بعضها البعض. ومما يلاحظ أن الميزة التركيبية الرئيسية للمواد البكتية هي سلسلة من وحدات حامض جالاكتويورونيك اليميني D-galacturonic المرتبطة بالرابطة ألفـا (١ ←—— ٤) α (1⟶4) (شكل ١١-٦). ومن الجدير بالذكر بأن حامض جالاكتويورونيك يختلف عن جالاكتوز في كربون رقم (٦) والذي يكون مجموعة كربوكسيل (-COOH) بدلاً من مجموعة كاربينول Carbinol ($-CH_2OH$) . وهذه أبسط أنواع المركبات البكتية، بيد أن هناك سكريات متعادلة توجد بشكل عادي كمكونات تكميلية للمركبات عديدة التسكر البكتية. وثمة بقايا سكرية Sugar residues تظهر في التركيب الأصلي لتلك المواد. وقد عزلت سكريات غير يورونيدية Nonuronide sugars وتشمل الجالاكتوز Galactose اليميني والأرابينوز Arabinose اليساري والرامنوز Rhamnose اليساري والجلوكوز Glucose اليساري وغيرها من الصفيحة الوسطى.

حامض جالاكتويورونيك يميني
Gua
D-Galacturonic acid

رامنوز
Rhm
L- Rhamnose

أ

لفات في السلسلة ناجمة من ارتباط مخلفات رامنوز

حامض جالاكتويورونيك مرتبط بالرابطة ألفا (1 ← 4)

ب

شكل (١١-٦)

أ - تركيب حامض جالاكتايورونيك (وحدة بناء البكتات)

ب - تركيب البكتين

٤- أشباه السليلوز Hemicelluloses

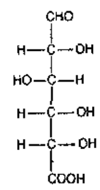
وتشمل مركبات عديدة التسكر مؤلفة من وحدات من سكريات خماسية ذرات الكربون مثل زايلوز وأرابينوز، غير أن عدداً من أشباه السليلوز تحوي سكريات سداسية مثل الجلوكوز. ومن أمثلة المركبات عديدة التسكر من أشباه السليلوز الجلوكانات Glucans وزايلانات Xylans وزايلوجلوكانات Xyloglucans (شكل ١١-٧) ومانانات Mannans. وتشكل هذه المركبات مكونات رئيسية لجدر خلايا ذوات الفلقة الواحدة مثل الزايلانات التي تكون نسبتها حوالي ٢٠٪ في كل من الجدر الابتدائية والثانوية. أما في ذوات الفلقتين فإن تلك المركبات تشكل النسبة السابقة نفسها في الجدار الثانوي ولكن تقل النسبة إلى ٥٪ في الجدار الابتدائي. وتوصف هذه المجموعة من المركبات عديدة التسكر بمحور أو عمود فقري مؤلف من مكونات زايلوز مرتبطة بالرابطة بيتا (١ ←— ٤) (1,4-β-linked) حاملة لسلاسل جانبية مفردة من بقايا جزيئات حامض جلوكيورونيك Glucuronic acid على بعض مواقع كربون رقم (٢) بقايا جزيئات ارابينوز على بعض مواقع كربون رقم (٢) و (٣).

وهناك عدد من المركبات عديدة التسكر من أشباه السليلوز التي تحوي جلوكوز بنسب كبيرة تشمل زايلوجلوكونات Xyloglucans التي تشكل ٢٠٪ من الجدر الابتدائية في أنسجة ذوات الفلقتين، بينما تكون النسبة ٥٪ في ذوات الفلقة الواحدة فقط. وأن تلك المواد تبدو غير موجودة في معظم الجدر الثانوية. وكما هو الحال في السليلوز فإن لسلاسل الزايلوجلوكان عمود فقري أو محور من بقايا جزيئات جلوكوز مرتبطة بالرابطة بيتا (١ ←— ٤) 1,4-β-linked D-glucose لكن بخلاف السليلوز فإن ٧٠٪ من بقايا جزيئات الجلوكوز في الزايلوجلوكانات تكون مستبدلة عند الموقع كربون (٦). وأن غالبية المكونات الاستبدالية Substituents عبارة عن بقايا جزيئات زايلوسايل Xylosyl مفردة فضلاً عن وجود سلاسل جانبية معقدة حاوية على جالاكتوز وفيوكوز Fucose (شكل ١١-٨).

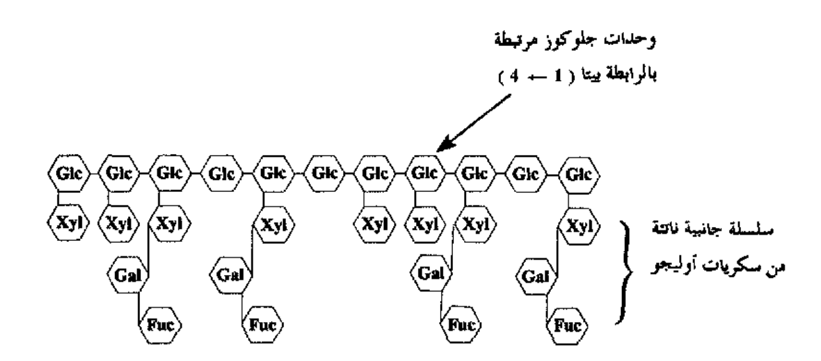
وتحوي الجدر الخلوية للأعشاب Grasses جلوكان خليط الروابط حيث أن العمود الفقري يتألف من سلسلة من بقايا جزيئات جلوكوز يميني مرتبطة بروابط ١، ٣ و ١، ٤. وكل اثنين وأربع بقايا مترابطة بـ ١، ٤ في السلسلة تبدو مفصولة بوساطة بقية مفردة مرتبطة بالرابطة ١، ٣. وهناك عدد آخر من أشباه السليلوز ومركبات أخرى مثل الكالوز Callose وجلوكومانانات Glucomannans وجلايكوبروتين ... إلخ قد تظهر في الجدر الخلوية.

٥- الفركتانات Fructans

تتألف الفركتانات من سلسلة متجانسة من سكريات أُوليجو غير مختزلة فضلاً عن سكريات متعددة، وكل واحد من تلك السلسلة تحوي بقية جزيء فركتوز أكثر من الفركتان السابق له وهكذا. وكل فركتان يحوي وحدة جلوكوز لكل سلسلة. وتُظهر الفركتانات من المصادر المختلفة تراكيب مختلفة مع أن النموذج الأساسي لهذه المركبات يمكن تشخيصها على أساس تراكيب ثلاثة نظائر Isomers من سكروز أحادي الفركتوسايل Monofructosyl sucrose (شكل ١١-٩).



أ



Glc جلوكوز
Xyl زايلوز
Gal جالاكتوز
Fuc فيوكوز

ب

شكل (١١-٧)

أ - حامض جلوكيورونيك يميني D-Glucuronic acid

ب - تركيب أحد أشباه السليلوز زايلوجلوكانات Xyloglucan

$C_6H_{12}O_5$

سكر فيوكوز

Fucose

شكل (١١-٨)

سكرفيوكوز Fucose

كيستوس

Kestose

1- كيستوس

1- Kestose

نيوكيستوس

Neokestose

شكل (١١-٩)

تركيب سكروز أحادي الفركتوسايل Monofructosyl sucrose

البناء الحيوي للكربوهيدرات Biosynthesis of Carbohydrates

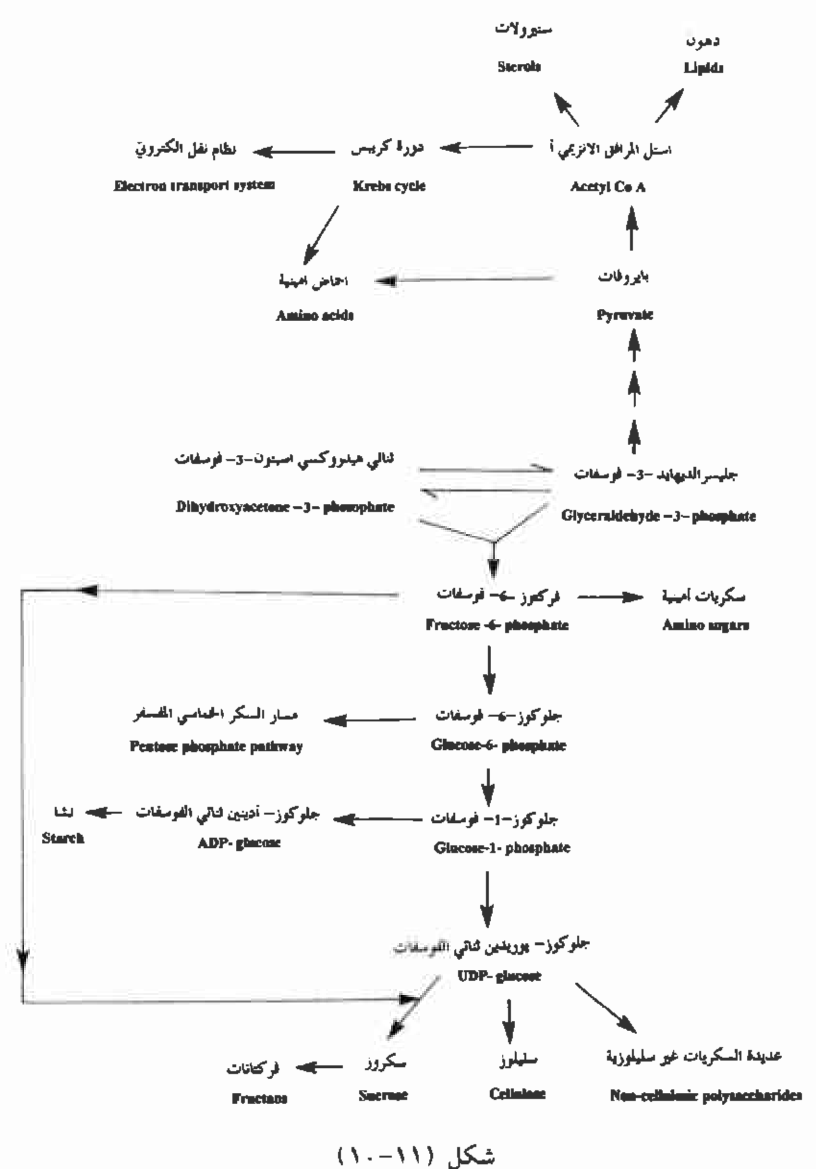
البناء الحيوي للسكريات الأحادية Biosynthesis of Monosaccharides

كما يتضح من الفصلين السابقين، فإن عمليات البناء الضوئي والتنفس تزود خلايا النبات بمعظم السكريات الأحادية، إما من تفاعلات دورة كالفن والدورة رباعية الكربون وإما من تفاعلات التحلل السكري ودورة فوسفات السكر الخماسي. فبعد عملية تثبيت واختزال ثاني أكسيد الكربون في تفاعلات دورة كالفن فإن السكريات المفسفرة تتكون في حشوة البلاستيدات الخضر. تعد تلك المركبات مصدر الكربون الذي يستعمل لبناء المكونات العضوية الهائلة المطلوبة لنمو واستمرار حياة النبات، بيد أن معظم المسارات الحيوية التي تقوم بذلك إنما توجد في السايتوبلازم وبالتالي فإن السكريات التي تتكون في البلاستيدات الخضر لابد وأن تنتقل إلى السايتوبلازم، ويوضح الشكل (١١-١٠) ملخصاً للمسارات الحيوية التي تؤدي إلى تكوين مختلف المركبات المعقدة من السكريات الثلاثية المفسفرة مثل ثنائي هيدروكسي أسيتون -٣- فوسفات Dihydroxyacetone -3- phosphate (DHAP) بعد نقلها خارج البلاستيدات الخضر.

وفي الأوراق غير مكتملة النمو فإن معظم مواد البناء الضوئي تبقى داخل الورقة وتُستغل لبناء مكونات خلوية جديدة مثل الدهون والأحماض النووية (دورة فوسفات السكر الخماسي) وبناء البايروفات و ATP في عملية التحلل السكري ودورة كريبس لتكوين الطاقة والمركبات الوسطية لمختلف المسارات الأخرى وبناء الأحماض الأمينية ومسار أكسدة نيكليوتيد السكريات لتكوين مكونات الجدار الخلوي. وبالمقابل فإن قليلاً من الكربون المثبت يتحول لبناء السكروز لنقله خارج الورقة أو بناء النشا والفركتانات (Fructans) للتخزين. وبالعكس من ذلك فإن معظم مواد البناء الضوئي للأوراق مكتملة النمو تصدر بشكل سكروز إلى أجزاء أخرى من النبات مثل الجذور وقمم السيقان وأعضاء التخزين النامية (الثمار والبذور ... إلخ).

عند تتبع عمليات البناء الضوئي يُلاحظ أنها توفر مختلف أنواع السكريات الأحادية مثل السكريات ثلاثية ذرات الكربون جليسر الديهايد-٣-فوسفات 3-PGAL ثنائي هيدروكسي أسيتون -٣- فوسفات Dihydroxyacetone-3-Phosphate (DHAP)، ورباعية ذرات الكربون Erythrose وخماسية ذرات الكربون (رايبوز ورايبيولوز

وزايليلوز) وسداسية ذرات الكربون (فركتوز) وسباعية ذرات الكربون Sedoheptulose. أما عملية التنفس فإنها توفر سكريات ثلاثية ذرات الكربون فضلاً عن مركبات وسطية أخرى يمكن أن تتحول إلى مختلف أنواع الكربوهيدرات. كما تتكون سكريات أحادية مختلفة خلال دورة فوسفات السكر الخماسي وكلها تقوم بأدوار مختلفة في أيض النبات (الفصل العاشر).



شكل (١١-١٠)

المسارات الحيوية التي تؤدي إلى تكوين مختلف المركبات المعقدة من السكريات الثلاثية المفسفرة

جليسر الديهايد-٣-فوسفات: PGAL

ثنائي هيدروكسي أسيتون -٣- فوسفات: DHAP

تكوين نيكليوتيدات السكريات Formation of Sugar Nucleotides

بات معروفاً أن تكوين نيكليوتيدات السكريات من المظاهر المهمة لأيض الكربوهيدرات ذلك أن المرحلة النهائية لتوفير مادة بناء الجلوكوسايد يتطلب سكريات نيكليوتيدية ثنائية الفوسفات Nucleotide diphosphate sugars وتحصل عملية تكوين نيكليوتيدات السكريات وفق التفاعل العام:

$$\text{NTP + glycosyl 1-phosphate} \xrightarrow{E} \text{NDP - glycose + PPi}$$

بايروفوسفات + نيكليوتيد ثنائي الفوسفات - جلايكوز ←إنزيم— جلايكوسايل-١- فوسفات + نيكليوتيد ثلاثي الفوسفات

والإنزيمات التي تسهل هذا التفاعل هي Pyrophosphorylases أو Nucleotidyltransferases. وهناك أعداد مختلفة من تلك الإنزيمات وكل منها يسهل تكوين سكر نيكليوتيدي ثنائي الفوسفات Nucleotide diphosphate sugar مختلف. وعليه فإنه بوجود سكر أحادي-١-فوسفات ونيكليوتيد ثلاثي الفوسفات يكون بمقدور النبات أن يبني نيكليوتيدات سكرية ثنائية الفوسفات Nucleotide diphosphate sugars من خلال نشاط إنزيم Pyrophosphorylases. وقد وجد الجلوكوز مرتبطاً مع عدد من النيكليوتيدات والتي تشمل UDP, GDP, ADP، بيد أن السكريات المستعملة في بناء السكريات المتعددة إنما هي من مشتقات اليوريدين Uridine والتي تستعمل أيضاً في عمليات التحولات لمختلف السكريات (شكل ١١-١١). كذلك ففي النباتات عدد من الإنزيمات التي تفسفر السكريات الأحادية الحرة لتكوين سكر أحادي-١-فوسفات والتي تشمل Kinases التي تؤثر في L-Arabinose، D-Galactose، L-Fucose، D-Galacturonic acid، D-Glucuronic Acid. وثمة سكريات أخرى مثل الجلوكوز والفركتوز قد تُفَسْفَرْ لتكوين سكريات-٦-فوسفات والتي تتحول إلى سكريات-١-فوسفات بوجود إنزيمات Mutases.

إضافة إلى ذلك، فإن ADP-glucose يُستغل لبناء النشا والذي يتكون من تفاعل ATP وجلوكوز-١-فوسفات ويلي ذلك منح الجلوكوز إلى α (1-4) Glucan وبالنتيجة تتكون سلسلة النشا. أما UDP-glucose فإنه الجزء الذي منه تتكون مختلف المركبات الكربوهيدراتية. وثمة مسار آخر وهو تكوين UDP-galacturonic acid و UDP-glucuronic acid وهو مسار أكسدة Myo-inositol. والمركب الأخير حلقة سكر سداسي كحولي Cyclic hexitol الذي لايحوي على مجموعة كاربونايل Carbonyl group ($-CH_2OH$). وهذا المسار من شأنه توفير بقايا جزيئات خماسية أو سداسية ذرات الكربون لبناء جدار الخلية من الجلوكوز (شكل ١١-١١).

البناء الحيوي للسكروز Biosynthesis of Sucrose

مما هو معروف بأنه حينما يفوق إنتاج مواد البناء الضوئي استهلاكها، فإن المتبقي من تلك المواد يُصدر إلى بقية أجزاء النبات. وفي الغالبية العظمى من النباتات فإن المواد الكربوهيدراتية المصدرة إنما تكون بشكل السكر الثنائي سكروز. ويعود السبب في ذلك إلى:

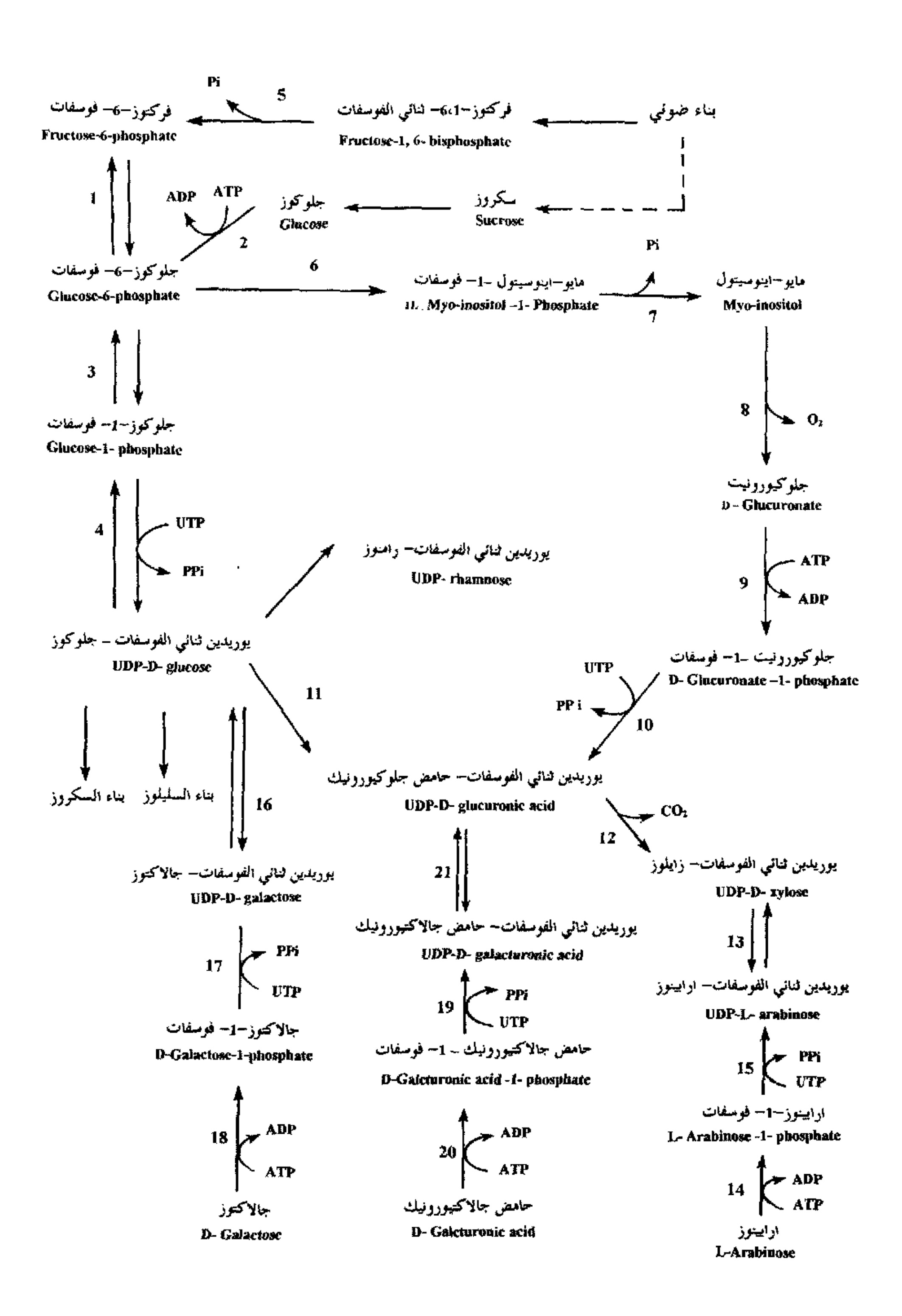
١- ذوبان السكروز في الماء.

٢- تعادليته الكهربائية.

٣- ليس له تأثير تثبيطي لغالبية العمليات الكيموحيوية وحتى عند التركيزات العالية منه.

٤- عدم وجود خاصية الاختزال مما تقلل فرصة التداخل مع بعض المجاميع الفعالة الأخرى في النبات مقارنة مع السكريات الأخرى.

وفي الورقة فإن معظم السكريات سداسية ذرات الكربون المستخدمة في عملية البناء الحيوي للسكروز إنما هي متكونة في السايتوسول بواسطة عملية توليد الجلوكوز Gluconeogenesis من السكريات ثلاثية ذرات الكربون المفسفرة Triose phosphate المصدرة من البلاستيدات الخضر.



شكل (١١-١١)

تحولات بين سكر مفسفر ونيكليوتيد سكري

والأرقام على الأسهم تشير إلى أسماء الإنزيمات كما يلي:

1, Phosphohexoisomerase; 2, Hexokinase; 3, Phosphoglucomutase; 4, UDP-glucose pyrophosphorylase; 5, Fructose 1,6-bisphosphatase; 6, IL-Myo-inositol 1-phosphate synthase; 7, myo-Inositol 1-phosphatase; 8, myo-inositol oxygenase; 9, Glucuronokinase; 10, UDP-glucuronate pyrophosphorylase; 11, UDP-glucose dehydrogenase; 12, UDP-glucuronate decarboxylase; 13, UDP-xylose 4-Epimerase; 14, Arabinokinase; 15, UDP-arabinose pyrophosphorylase; 16, UDP-glucose 4-epimerase; 17, UDP-galactose pyrophosphorylase; 18, Galactokinase; 19, UDP-galacturonate pyrophosphorylase; 20, Galacturonokinase; 21, UDP-glucuronate-4-epimerase.

ويوضح الشكل (١١-١٢) مخططاً لبناء السكروز والنشا في خلايا النبات الحاوية على بلاستيدات خضر حيث يُلاحظ وجود نظام نقل Transport system يقوم أيضاً بنقل السكريات ثلاثية ذرات الكربون المفسفرة Triose phosphate المتكونة بعملية البناء الضوئي إلى السايتوسول حيث تجري تفاعلات تنتهي بتكوين سكريات سداسية ذرات الكربون تساهم في بناء السكروز، مع أن عملية بناء السكروز في حقيقتها شائعة في أنسجة النبات وأن أي مصدر كربوني يشجع تكوين السكريات سداسية ذرات الكربون المفسفرة يمكن أن يُستغل في بناء السكروز.

وهناك نظامان إنزيميان يساعدان في تكوين السكروز

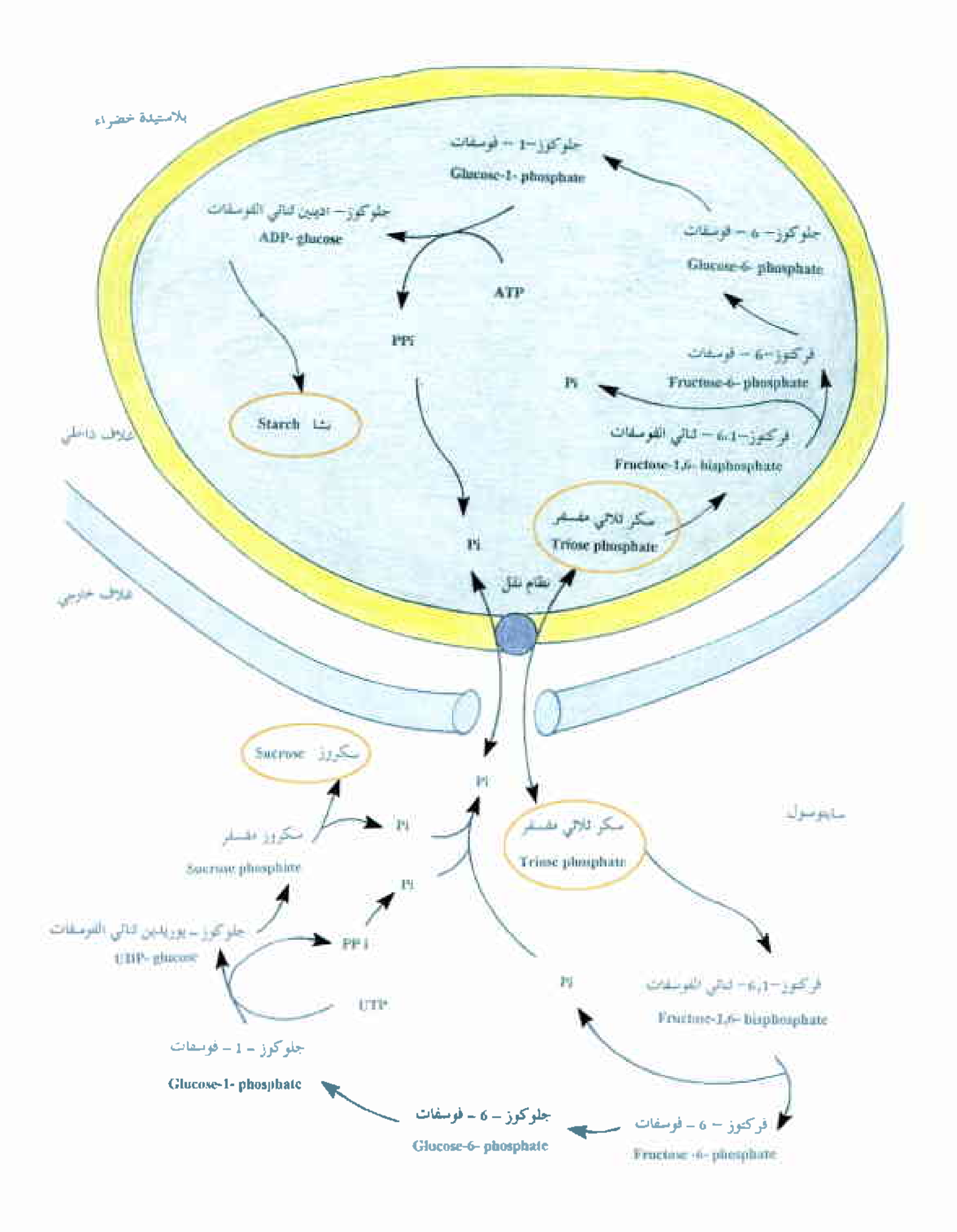
1- UDP-glucose + Fructose - 6 - phosphate → (Sucrose phosphate synthase) → UDP + Sucrose - 6 - phosphate

Sucrose - 6 - phosphate → (Sucrose-phosphate phosphatase) → Sucrose + Pi

2- UDP - glucose + Fructose ⇌ (Sucrose synthase) UDP + Sucrose

ونظرياً يمكن حدوث المسارين إلا أن الأدلة المتوفرة تشير إلى أن بناء السكروز يحدث من خلال النظام الأول.

ومن الجدير بالملاحظة أن UDP-glucose يشترك في التفاعلين أعلاه بحيث أن تركيز فركتوز-٦-فوسفات والفركتوز الحر يؤثران بشكل واضح في بناء السكروز بوساطة Sucrose phosphate synthase أو تفاعلات ميسرة من قبل النظام Sucrose synthase على التوالي (شكل ١١-١٣).



شكل (١١-١٢)

مخطط يوضح التنافس بين عمليات بناء النشا والسكروز والتي تحصل في مختلف العضيات الخلوية

تتم عملية نقل السكروز من موقع بناءه إلى المواقع الأخرى من جسم النبات عبر نظام السايتوبلازم (النظام الحي) Symplast وكذلك عبر نظام الجـــــدر الخلوية Apoplast، غير أن حركة السكروز من الخلايا الحاوية على البلاستيدات الخضر إلى عروق الورقة تبدو أنها تحصل في نظام السايتوبلازم وأن اتجاه الحركة تكون مع التدرج في التركيز بين خلايا المصدر في النسيج المتوسط إلى خلايا المصرِّفْ للحاء. وفيما يخص نقل السكروز في عناصر اللحاء فإن مسار نظام الجدر الخلوية يبدو أن له دور جوهري في عملية تحميل السكروز في تلك العناصر.

وتحصل عملية تفريغ Unloading الأنابيب الغربالية حيثما كانت أنسجة المصرِّفْ محاذية للحاء، ويمكن تعريف المصرِّفْ Sink بأنه أي نسيج يستهلك مواد البناء الضوئي. وهناك عدد من الآليات المستخدمة لإبقاء تركيز السكروز منخفضاً في أنسجة المصرف وبالتالي إدامة ضغط التفريغ:

١- خزن السكروز في فجوات الخلايا البارنشيمية القريبة والتي لاتساهم في تدرج التركيز (Lea and Leegood, 1993).

٢- تحليل السكروز لخفض تركيزة في السايتوبلازم وتكوين الهياكل الكربونية التي يمكن أن تُستغل في عدد من المسارات الحيوية الأخرى. تتم عملية التحليل من خلال نشاط إنزيمين:

أ - الإنفرتيز Invertase (β-fructofuranosidase)

ب - Sucrose synthase

وكلاهما موجودان في أنسجة المصرف وأن نشاطهما إنما يؤدي إلى تكوين سكريات سداسية ذرات الكربون والتي لاتعود ثانية إلى اللحاء.

$$\text{Sucrose} \xrightarrow{\text{Invertase}} \text{Glucose + Fructose}$$

$$\text{Sucrose} \xrightarrow{\text{Sucrose synthase}} \text{UDP - glucose + Fructose}$$

ومن الجدير بالذكر بأن إنزيم Sucrose synthase هو إنزيم سايتوبلازمي بينما هناك نوعان من الانفرتيز - حامضي (pH مثالي عند ٥) وقاعدي (pH مثالي عند ٧ر٥). يوجد الانفرتيز القاعدي في السايتوبلازم بينما الانفرتيز الحامضي في الفجوة والجدار. إن تأثير تلك الإنزيمات هو لإبقاء تركيز السكروز في حده الأدنى وبالتالي الحفاظ على تدرج حاد لتركيز السكروز بين اللحاء والخلايا المحيطة.

1- **Phosphate / Triose phosphate translocator**

(ناقل موجود في الغشاء الداخلي للبلاستيدة الخضراء)

سكر ثلاثي مفسفر + فوسفات ← سكر ثلاثي مفسفر + فوسفات

(بلاستيدة خضراء) (سايتوبلازم) (سايتوبلازم) (بلاستيدة خضراء)

2- **Triose-phosphate isomerase**

(في السيتوبلازم)

ثنائي هيدروكسي اسيتون –3– فوسفات ← جليسرالديهايد –3– فوسفات

Dihydroxyacetone - 3 - phosphate → Glyceraldehyde - 3 – phosphate

3- **Fructose - 1,6 – bisphosphate aldolase**

(في السايتوبلازم)

ثنائي هيدروكسي اسيتون - 3- فوسفات + جليسرالديهايد- 3- فوسفات ← فركتوز – 1,6 - ثنائي الفوسفات

Dihydroxyacetone-3-phosphate **+ Glyceraldehyde-3-phosphate → Fructose-1, 6-bisphosphate**

4- **Fructose –1,6 – bisphosphate phosphatase**

(في السايتوبلازم)

فركتوز – 1,6– ثنائي الفوسفات + ماء ← فركتوز -6- فوسفات + فوسفات

Fructose –1, 6- bisphosphate + H_2O → Fructose – 6 – phosphate + Phosphate

5- **Hexosephosphate isomerase**

(في السايتوبلازم)

فركتوز -6- فوسفات ← جلوكوز – 6 – فوسفات

Fructose – 6 – phosphate → Glucose - 6 – phosphate

6- **Phosphoglucomutase**

(في السايتوبلازم)

جلوكوز – 6 – فوسفات ← جلوكوز – 1 – فوسفات

Glucose - 6 – phosphate → Glucose - 1 – phosphate

7- **UDP- glucose pyrophosphorylase**

(في السايتوبلازم)

جلوكوز – 1 – فوسفات + يوريدين ثلاثي الفوسفات ← جلوكوز – يوريدين ثنائي الفوسفات + بايروفوسفات

***Glucose - 1 – phosphate* + UTP → UDP-glucose + Pyrophosphate**

8- **Sucrose- phosphate synthase**

(في السايتوبلازم)

جلوكوز – يوريدين ثنائي الفوسفات + فركتوز -6- فوسفات ← يوريدين ثنائي الفوسفات + سكروز – 6 –فوسفات

UDP- glucose + Fructose - 6 - phosphate → UDP + Sucrose -6- phosphate

9- **Sucrose-phosphate phosphatase**

(في السايتوبلازم)

سكروز – 6 –فوسفات + ماء ← سكروز + فوسفات

Sucrose - 6 – phosphate + H_2O → Sucrose + Phosphate

شكل (١١-١٣)

خطوات البناء الحيوي للسكروز (لاحظ شكل ١١-١٢)

البناء الحيوي للنشا Biosynthesis of Starch

النشا مادة عديدة التسكر رئيسية وتوجد في كافة أعضاء النبات الأساسية كمركب تخزيني. وأن المسار السائد لبناء هذه المادة داخل البلاستيدة يكون عن طريق نقل الجلوكوز من مركب نيكليوتيد ثنائي الفوسفات Nucleotide diphosphate (NDP-glucose) إلى نهاية غير مختزلة من مادة بادئة [ألفا (١ ⟵ ٤) جلوكان] [α (1 ⟶ 4) glucan] في تفاعل بوساطة الإنزيم Starch synthase أو Starch synthetase

((ADP-D- Glucose: (1 ⟶ 4)-α-D-glucan 4-α- glucosyltransferase)

$$\text{NDP - glucose} + (\text{glucose})_n \xrightarrow{E} \text{NDP} + (\text{glucose})_{n+1}$$

وأن إنزيم Starch synthase في نسيج الورقة إنما هو خاص لـ ADP-glucose. ويتكون ADP-glucose داخل البلاستيدة الخضراء من الكربون المثبت بواسطة البناء الضوئي من خلال نشاط إنزيم ADP-D-glucose pyrophosphorylase وهو الإنزيم الذي له دور في السيطرة على أيض نشا البلاستيدة الخضراء:

$$\text{Glucose -1 - phosphate} + \text{ATP} \xrightarrow{E} \text{ADP - glucose} + \text{PPi}$$

وكلا الإنزيمان Starch synthase و ADP-glucose pyrophosphorylase يوجدان في البلاستيدة الخضراء. ويوضح الشكل (١١-١٤) التفاعلات الخاصة ببناء النشا في البلاستيدات الخضر.

أما تكوين نقاط التفرع في الأميلوبكتين فإنها ناتجة من نشاط إنزيم التفرع (Q-enzyme) ويسمى (1 ⟶ 4)-α-D-glucan: (1 ⟶ 4) -D-glucan 6-glycosyl transferase

ويسهل هذا الإنزيم تفاعل نقل جلوكوز Transglycosylation حيث أن جزءاً من سلسلة (1 ⟶ 4)-α-D-Glucan من الأميلوز يتحلل مائياً من السلسلة الرئيسية ويُنقل على الموقع (٦) من الجلوكوز إلى منطقة أخرى من السلسلة. ويبدو أن النقل يكون بين السلاسل بمعنى أنه يحدث لسلاسل الجلوكان القريبة من بعضها أكثر مما يكون ضمن السلسلة الواحدة من الجلوكان، ويقوم الإنزيم باستعمال جزيء مستقبل من وحدات جلوكوز (٣٠-٤٠) أو أطول من ذلك. وما إن يتشكل الفرع فيمكن حصول استطالة بواسطة نقل جلايكوسايل Glycosyl من نيكليوتيد سكري نتيجة لنشاط إنزيم Starch synthase كما وُضح سابقاً.

إن تراكم النشا لايحصل فقط في البلاستيدات الخضر فحسب بل إن هناك أعضاء

نباتية مهمتها الرئيسية خزن المواد مثل البذور والدرنات ... إلخ، حيث تحصل عملية تراكم مادة النشا لفترة طويلة، وعندما تكون هناك حاجة إليها في مختلف الفعاليات الحيوية ولإدامة النمو الجديد في الموسم التالي يتم تحليلها. ويتراكم النشا بشكل حبيبات غير ذائبة في الماء ضمن بلاستيدات النشا Amyloplasts أو البلاستيدات عديمة اللون Leucoplasts. هذه العضيات محاطة بغشاء مزدوج وتحوي حبيبات نشا مكونة من نوعين من البوليمرات، الأميلوز وسلسلة الأميلوبكتين المتفرعة. ويبدو أن نسبة الأميلوز تتراوح بين ٢٠ إلى ٢٥٪ بينما تتراوح نسبة الأميلوبكتين بين ٧٥ إلى ٨٠٪. كما أن حجم حبيبة النشا في بلاستيدات النشا يكون أكبر بكثير من ذلك للحبيبات الموجودة في البلاستيدات الخضر. ومما هو معروف بأن دخول المركبات الكربونية من السايتوبلازم إلى بلاستيدات النشا إنما تتم بوجود نظام نقل. وبخصوص بناء النشا في تلك العضيات فإن المصدر الكربوني الرئيسي يكون عادة السكروز الذي يُنقل من أنسجة المصدر عبر اللحاء. ولابد أن تجري تغيرات معينة للسكروز حتى تكون ملائمة لعملية النقل إلى البلاستيدات. وقد أشارت بعض الدراسات بأن السكروز قبل دخوله بلاستيدة النشا يتفكك ليكون سكر سداسي مفسفر Hexose monophosphate وبعد ذلك تتكون سكريات ثلاثية ذرات الكربون مفسفرة Triose phosphate وفوسفواينول بايروفات Phosphoenolpyruvate. تدخل المركبات الأخيرة إلى بلاستيدات النشا وتجري تفاعلات متعددة تنتهي بتكوين النشا. من ناحية أخرى، هناك بعض الأدلة على أن السكريات سداسية ذرات الكربون المفسفرة قد تدخل أيضاً للمساهمة في بناء النشا. ومن الجدير بالذكر أن هناك ناقل خاص للفوسفات Phosphate translocator والذي بمقدوره أن ينقل أيضاً ثنائي هيدروكسي أسيتون -٣- فوسفات (DHAP) و ٣-فوسفو حامض الجليسريك (3-PGA) فضلاً عن نقل جلوكوز-٦-فوسفات وبالتالي فإنه يختلف عن ناقل الفوسفات في البلاستيدات الخضر. وأن السكروز المستورد لسايتوبلازم أنسجة الخزن قد ينشطر إما بوساطة إنزيم Sucrose synthase أو بوساطة الإنفرتيز القاعدي Alkaline invertase، إلا أن نشاط إنزيم الإنفرتيز في تلك الأنسجة ليس بالقدر الكافي لتفسر المعدلات المسجلة لبناء النشا وبالتالي فإن نشاط إنزيم Sucrose synthase لابد وأن يكون سائداً في ذلك المسار. وفي العديد من الأنسجة فإن هذين الإنزيمين لهما نشاط كافٍ لتفسير المعدلات التي تمت ملاحظتها لتحليل السكروز، بيد أن أدوار تلك الإنزيمات غير مؤكدة.

كذلك فإنه بدخول السكريات السداسية ذرات الكربون المفسفرة إلى بلاستيدة النشا فإنها تتحول إلى ADP-glucose، وأن الإنزيم ADP-glucose pyrophosphorylase في هذه الأنسجة يشبه ذلك الإنزيم في البلاستيدات الخضر، وبالتالي فإن آلية بناء النشا

متشابهة في النظامين.

1- Fructose - 1,6 – bisphosphate aldolase

ثنائي هيدروكسي اسيتون - 3- فوسفات + جليسرالديهايد- 3- فوسفات ⟵ فركتوز – 1,6 - ثنائي الفوسفات

Dihydroxyacetone-3-phosphate + Glyceraldehyde-3-phosphate ⟶ Fructose-1, 6-bisphosphate

2- Fructose –1,6 – bisphosphate phosphatase

(في البلاستيدة الخضراء)

فركتوز – 1,6– ثنائي الفوسفات + ماء ⟵ فركتوز -6- فوسفات + فوسفات

Fructose –1, 6- bisphosphate + H_2O ⟶ Fructose – 6 – phosphate + Phosphate

3- Hexosephosphate isomerase

فركتوز -6- فوسفات ⟵ جلوكوز – 6 – فوسفات

Fructose – 6 – phosphate ⟶ Glucose - 6 - phosphate

4- Phosphoglucomutase

جلوكوز – 6 – فوسفات ⟵ جلوكوز – 1 – فوسفات

Glucose - 6 – phosphate ⟶ Glucose - 1 - phosphate

5- ADP- glucose pyrophosphorylase

جلوكوز – 1 – فوسفات + ادينوسين ثلاثي الفوسفات ⟵ جلوكوز – ادينين ثنائي الفوسفات + بايروفوسفات

Glucose - 1 – phosphate + ATP ⟶ ADP – glucose + Pyrophosphate

6- Pyrophosphorylase

بايروفوسفات + ماء ⟵ فوسفات + بروتونات

Pyrophosphate + H_2O ⟶ Phosphate + $2H^+$

7- Starch synthetase

جلوكوز – ادينين ثنائي الفوسفات + (4 ,1– الفا – يميني _ جلوكوسايل)ن ⟵ ادينوسين ثنائي الفوسفات + نشا

ADP- glucose + (1,4-α- D - glucosyl)$_n$ ⟶ ADP + (1,4 -α- D – glucosyl)$_{n+1}$ " Starch "

شكل (١١-١٤)

البناء الحيوي للنشا (لاحظ شكل ١١-١٢)

تجري عملية تحليل النشا في مختلف الأنظمة التي يخزن بها سواءً كان ذلك في الحبوب أو الدرنات. فالنشا يُخزن في بذور الحبوب (في السويداء Endosperm)، وأن الإنزيمات اللازمة لتحليله إما أن تكون غير موجودة أو أنها تكون بشكل غير فعال في البذور الساكنة Resting seeds. وفي هذا النوع من البذور فإن النواتج الرئيسية لتحليل النشا هي سكر المالتوز والجلوكوز، وهذا يعني أن التحلل المائي Hydrolysis هي الآلية الرئيسية المشمولة في هذه العملية والتي تكون أكثر أهمية من عملية التحلل الفسفوري Phosphorolysis. يقوم ألفا-أميليز α-amylase بتحليل الأميلوز لإنتاج مالتوديكسترينات Maltodextrins (مركب كبير الوزن الجزيئي من أُوليجو سكريات الجلوكوز). وهذا الإنزيم غير موجود في البذور غير النابتة لكنها تُبنى وتُفرز في السويداء وقت الإنبات إما من القصعة Scutellum أو من الطبقة الأليرونية Aleurone layer إن عملية بناء الإنزيم تكون استجابة لتحرر حامض الجبريليك في البذرة والذي يتضمن البناء بالمسار الجديد De novo والذي يكون بالتأثير عند مستوى النسخ Transcriptional level. ويبدو أن حامض الجبريليك هو المنظم الرئيسي لكافة α-Amylase mRNAs في بذور الحبوب. وستكون هناك مناقشة لهذا الموضوع في الفصل الخامس عشر.

إن تأثير ألفا-أميليز على النشا يكون بطورين:

١- إنتاج سريع لمالتوديكسترينات Maltodextrins.

٢- تحلل يأخذ وقتاً حيث يُنتج المالتوز مع أُوليجو سكريات ذات ٥ أو ٦ وحدات.

وهناك بيتا أميليز β-Amylase وهو إنزيم خارجي Exoenzyme يحلل النشا عند النهاية غير المختزلة للسلسلة لإنتاج سكر مالتوز، والذي يوجد في مستهل عملية الإنبات. ويُخزن بشكل غير نشط ومن ثم يتحرر بشكل نشط بتأثير الإنزيمات المحللة للبروتين Proteolytic enzymes والتي تُبنى استجابة للجبريلينات في بداية تلك العملية. هذه الإنزيمات نشطة لدرجة كبيرة في التحلل المائي لمالتوديكسترينات Maltodextrins لإنتاج المالتوز.

إن نشاط إنزيمات ألفا وبيتا أميليز يزداد أثناء الإنبات، كذلك هناك إنزيم مالتيز Maltase الذي يشطر سكر المالتوز في البذور، وأن نشاط هذا الإنزيم يؤدي إلى إنتاج سكر الجلوكوز. وثمة إنزيمات أخرى مثل R-enzyme و Debranching enzyme و α-Glucosidase تعد مكونات ضرورية لنظام التحلل في البذور. وأن الجلوكوز المتحرر بفعل تلك الإنزيمات يُمتص بواسطة أنسجة القصعة ليتحول إلى سكروز وبعد ذلك يُنقل إلى جنين البذرة.

وهناك حالة معاكسة في درنات البطاطس حيث يبدو أن هناك إنزيم فسفوريليز

Phosphorylase الذي له دور في تحلل النشا، مع أن التحلل الأولي لحبيبات النشا يحتاج إلى نشاط إنزيم Endoamylase. وقد برز دور هذا الإنزيم في دراسات كان إنزيم Phosphorylase غير قادر حسب مايبدو على تحليل حبيبات النشا السليمة. وأن سكريات الأوليجو المتحررة تتفكك بنشاط إنزيمي الأميليز Amylase والفسوفوريليز Phosphorylase. وبغض النظر عن التحليل الأولي للنشا فإن فسفوريليز البطاطس بالارتباط مع إنزيم Debranching enzyme يكون فعالاً في تحليل الأميلوز والأميلوبكتين لإنتاج جلوكوز-١-فوسفات. وهذا الناتج يتحول إلى UDP-glucose وفركتوز-٦-فوسفات التي تستغل لبناء السكروز وبالتالي تصديره إلى أجزاء أخرى للنبات النامي أو قد تستعمل لبناء مكونات خلوية أو لغرض التنفس أو النمو أو أية عمليات حيوية أخرى.

السيطرة على أيض السكروز والنشا Control on the Metabolism of Sucrose and Starch

إن عمليات بناء السكروز والنشا عمليات تنافسية والتي تنظم بوساطة مواد أيضية أساسية. وأن زيادة السكريات ثلاثية ذرات الكربون المفسفرة يمكن استغلالها إما لبناء النشا في البلاستيدات الخضر وإما لبناء السكروز في السايتوسول، وأن الظروف التي تشجع إحدى المسارات قد تثبط الأخرى. وتعد تركيزات الأورثوفوسفات Orthophosphate والسكريات ثلاثية ذرات الكربون المفسفرة في السايتوسول والبلاستيدات الخضر وتركيز فركتوز-٢، ٦-ثنائي الفوسفات في السايتوسول من المكونات الأساسية لهذا النظام. يتصل السايتوسول مع البلاستيدة الخضراء عن طريق ناقل فوسفات-سكر ثلاثي ذرات الكربون مفسفر الذي ينظم نقل المادتين بين هذين العضيين. فعندما يكون تركيز الاورثوفوسفات منخفضاً في السايتوسول فإن هذا من شأنه أن يحدد تصدير السكر ثلاثي ذرات الكربون المفسفر خلال الناقل (شكل ١١-١٢). وبالتالي فإن هذا السكر يستعمل لبناء النشا حيث أن إنزيم ADP glucose pyrophosphorylase (المكون الأساسي لتنظيم بناء النشا في البلاستيدة الخضراء) يُحفز بـ 3-PGA ويُثبط بالأورثوفوسفات. وأن النسبة العالية من 3-PGA إلى الأورثوفوسفات موجودة بشكل نموذجي في البلاستيدات النشطة في بناء النشا. وبالعكس فإن وفرة الأورثوفوسفات في السايتوسول تثبط بناء النشا داخل البلاستيدة الخضراء وتشجع تصدير السكر ثلاثي ذرات الكربون إلى السايتوسول حيث يتحول إلى سكروز.

أما بناء السكروز في السايتوسول فإنه يُنظم بقوة بواسطة فركتوز- ٢، ٦-ثنائي الفوسفات. هذا المركب قد اكتشف حديثاً في السايتوسول بتركيزات طفيفة والذي

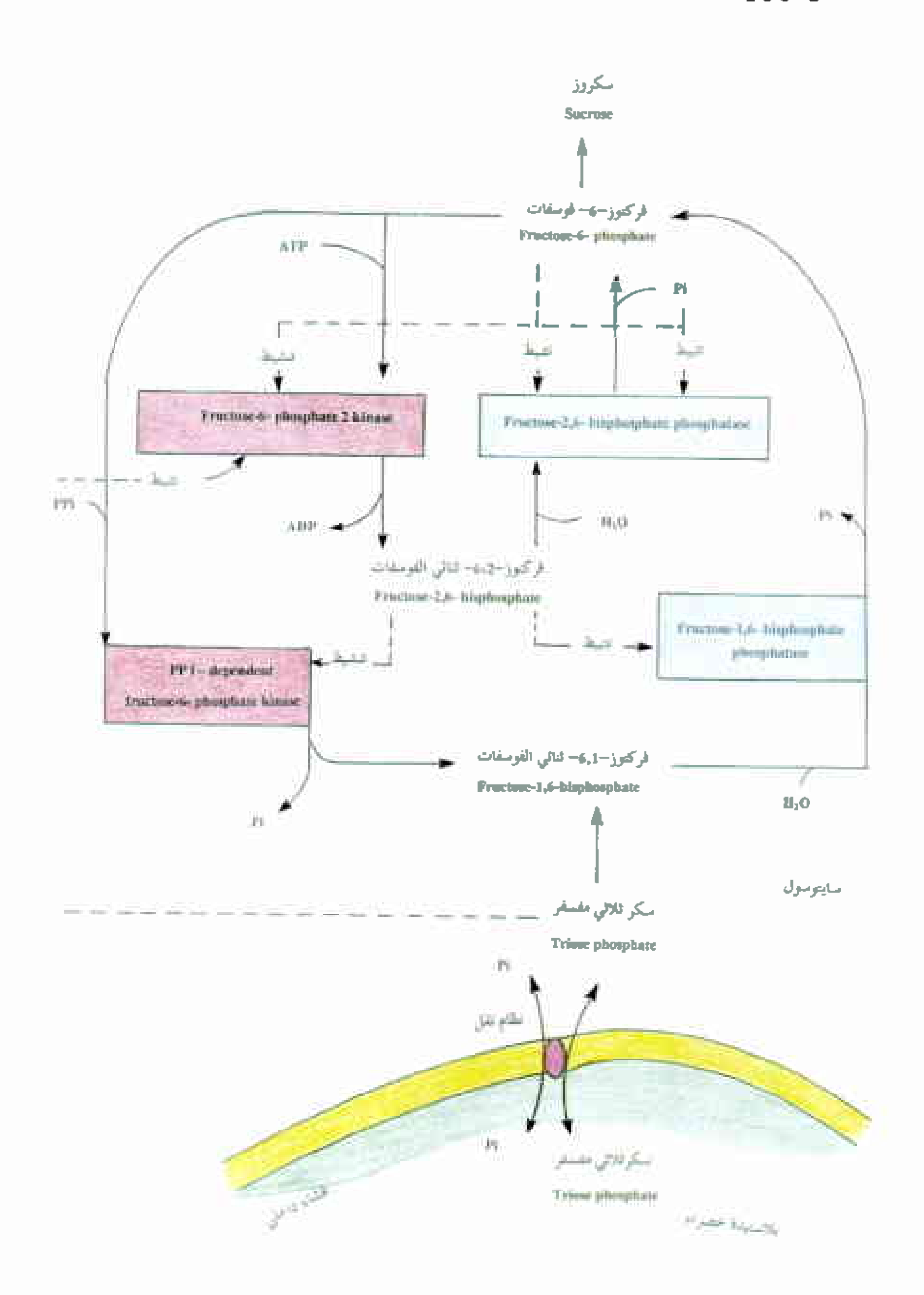
يُبدي تأثيراً تنظيمياً في التحولات الايضية في السايتوسول لـ فركتوز- ١، ٦-ثنائي الفوسفات وفركتوز-٦-فوسفات. وقد ارتبطت زيادة فركتوز-٢، ٦-ثنائي الفوسفات مع نقص معدلات بناء السكروز ذلك أن هذا السكر مثبط قوي لإنزيم -Fructose -1,6 bisphosphate phosphatase ومنشط لإنزيم Pyrophosphate-dependent phosphofructokinase. ومن الجدير بالملاحظة أن فركتوز-٢، ٦-ثنائي الفوسفات يُبنى من فركتوز-٦-فوسفات بواسطة إنزيم Fructose-6-phosphate 2-kinase ويتحلل بواسطة إنزيم -Fructose-2,6 bisphosphate phosphatase. وتقوم الأرثوفوسفات بتحفيز الإنزيم: Fructose-6-phosphate-2-kinase، وتثبط الإنزيم: Fructose-2,6-bisphosphate phosphatase، بينما يقوم السكر ثلاثي ذرات الكربون المفسفر بتثبيط الإنزيم 2-kinase (شكل ١١-١٥). ونتيجة لذلك فإن النسبة المنخفضة للسكر الثلاثي ذرات الكربون المفسفر إلى الأرثوفوسفات تشجع تكوين فركتوز-٢، ٦-ثنائي الفوسفات والتي بدورها تثبط التحلل المائي لفركتوز-١، ٦-ثنائي الفوسفات في السايتوسول وبالتالي تقلل من معدل بناء السكروز. وبالمقابل فإن للنسبة العالية من السكر ثلاثي ذرات الكربون إلى الأرثوفوسفات تأثيراً معاكساً.

البناء الحيوي للسليلوز Biosynthesis of Cellulose

أثبتت البحوث والدراسات باستعمال النظائر المشعة بأن عمليات تكوين مكونات السكريات المتعددة التي تشكل هيكل النبات تحدث في النظام الغشائي الداخلي للخلية مثل الشبكة الأندوبلازمية وجهاز جولجي. وتقوم العضيات الأخيرة بتجميعها ووضعها في حويصلات تتحرك بعدها بشكل UDP-glucose إلى مواقع البناء.

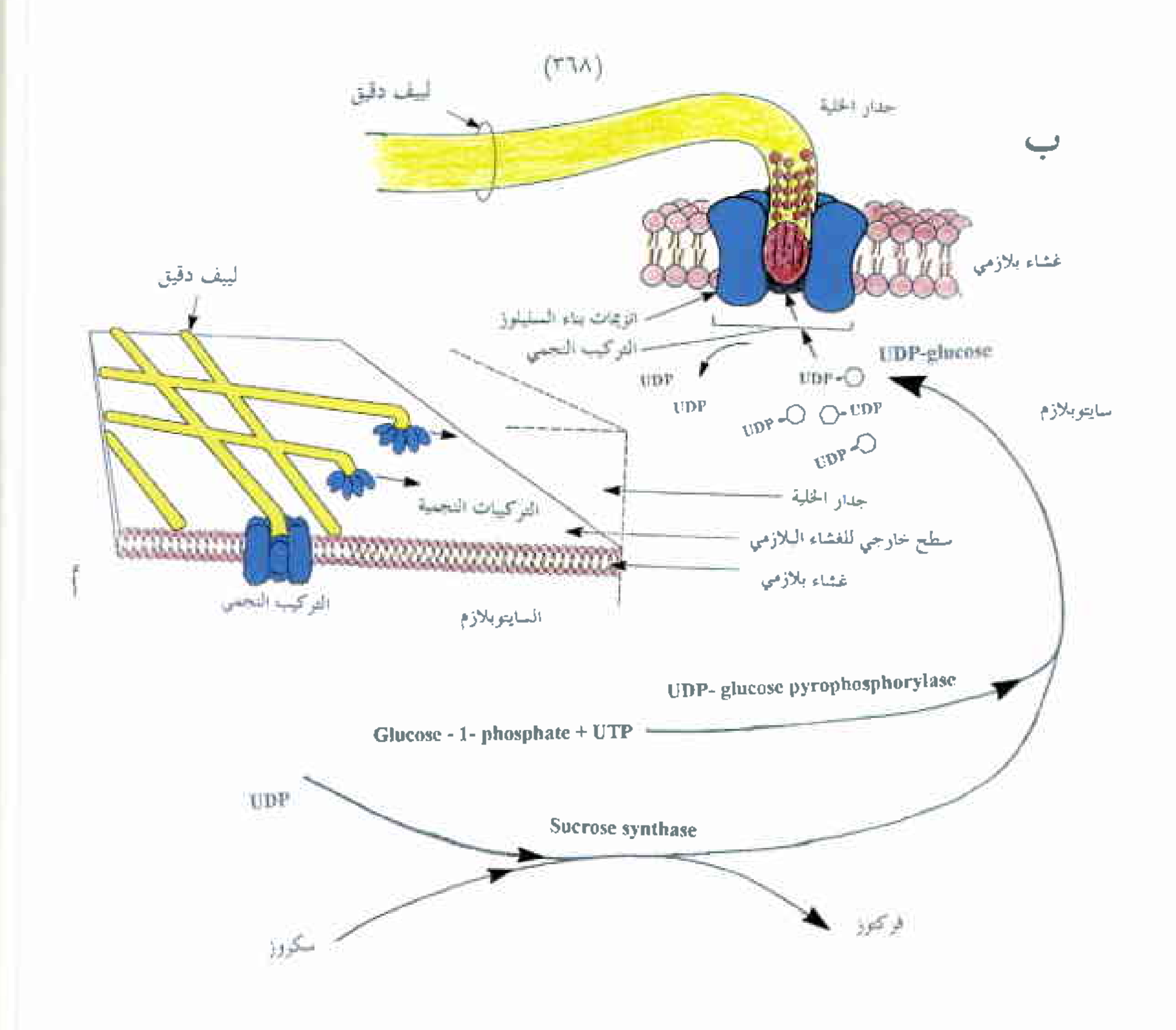
تحدث عملية بناء السليلوز عند الغشاء البلازمي حيث يكون UDP-glucose المانح لبقية جزيء الجلوكوز، وقد يكون لـ GDP-glucose دور من هذا المجال، غير أنه قد يُستغل أساساً لبناء جلوكومانانات Glucomannans. وثمة صعوبات تواجه عملية بناء السليلوز خارج الخلية In vitro باستعمال خليط متجانس من الأنسجة النباتية، كما أنه من الصعوبة بمكان الحصول على نشاط إنزيم Glucosyltransferase المسؤول عن بناء سلاسل بيتا-جلوكان β-glucan بمعدل مقارب لذلك الذي لبناء سلاسل السليلوز داخل الخلية. وقد أثبتت الدراسات وجود تباين واضح بين التجارب داخل الخلية In vivo وتلك التي تجري خارج الخلية In vitro، بيد أن الفحص بالمجهر الالكتروني قد أثبت وجود أنظمة سداسية في مجاميع نجمية (شكل ١١-١٦)، والتي ترتبط مع نهايات اللييفات السليلوزية. وكل تركيب نجمي يبدو أنه مؤلف من ٦ وحدات وتشكل Cellulose synthase والذي بمقدوره

بناء الليفات السليلوزية.



شكل (١١-١٥)

تنظيم أيض فركتوز-٦-فوسفات/فركتوز- ١، ٦-ثنائي الفوسفات في السايتوسول بوساطة فركتوز- ٢، ٦-ثنائي الفوسفات والأورثوفوسفات والسكر الثلاثي المفسفر



شكل (١١-١٦)

أ - مخطط يوضح التركيب النجمي لبناء السليلوز المطمور في الغشاء البلازمي. تُمتص بادئات السليلوز في جهة السايتوبلازم من الغشاء وتفرز الليفات السليلوزية على جهة الجدار.

ب - منظر يوضح التركيب النجمي لبناء السليلوز من خارج الغشاء البلازمي. وكل ليف دقيق جديد يوصل بالجدار الموجود أصلاً.

وكل وحدة من الليفات السليلوزية مؤلفة من ٣٠ - ١٠٠ سلسلة من السليلوز. وأن عدم ملاحظة عملية بناء السليلوز خارج الخلية قد يعود إلى فقدان سلامة النظام الخاص ببناء هذا السليلوز خلال عملية خلط الأنسجة النباتية أثناء الاستخلاص.

ويمكن القول بأنه بالرغم من عدم رسوخ التفاصيل الدقيقة للبناء الحيوي للسليلوز في النباتات الراقية فإن UDP-glucose هو بالتأكيد مانح لـ جلوكوسايل Glucosyl donor لعديد التبلمر.

$$n\,UDP - D - glucose + Acceptor \xrightarrow{\text{إنزيم}} nUDP + Acceptor - ([\beta-1 \longrightarrow 4]\text{-D-Glucose})_n$$

إن الأبحاث التي أجريت على بناء السليلوز باستعمال تقنيات مستحضرات إنزيمية مستقلة عن الخلية Free enzyme preparation من بعض النباتات تشير إلى نوع من التشابه مع بناء النشا والأمر يحتاج إلى المزيد من الدراسات.

أما تحلل السليلوز فإنه يشكل ملامح أساسية لتحول المركبات المعقدة في أجسام الكائنات النباتية الميتة إلى مركبات بسيطة يمكن الاستفادة منها من قبل كائنات دقيقة مثل الخمائر وتزويد الجو بثاني أكسيد الكربون في نهاية الأمر. وتقوم الفطريات والبكتريا بدورٍ حاسم في هذه التحولات حيث تقوم مجموعة إنزيمات Cellulases بتحليل السليلوز إلى سيلوديكسترينات Cellodextrins وسيلوبيور Cellobiose الذي يتحول إلى جلوكوز بوساطة إنزيم Cellobiase. تهاجم تلك الإنزيمات الرابطة الجلايكوسيدية بيتا (١، ٤) β-1,4-glycosidic linkage بشكل عشوائي حيث في نهاية الأمر تتحول السليلوزات إلى سيلوبيوز الذي يتحلل من قبل الإنزيم Cellobiase.

$$\text{Cellulose} \xrightarrow{\text{Cellulase}} \text{Cellodextrins} \xrightarrow{\text{Cellulase}}$$

$$\text{Cellobiose} \xrightarrow{\text{Cellobiase}} \text{Glucose}$$

البناء الحيوي للسكريات المتعددة الأخرى Biosynthesis of Other Polysaccharides

إن معظم بادئات السكريات المتعددة الأخرى التي تشكل الجدار الخلوي في النبات مشتقة من UDP-glucose من خلال سلسلة من التحولات الخاصة بنيكليوتيدات السكريات. إن البقايا السكرية السداسية والخماسية الأساسية المطلوبة لعملية بناء البكتينات وأشباه السليلوز إنما تتكون بواسطة سلسلة من التفاعلات:

أ - أكسدة UDP-glucose لتكوين UDP-glucuronic acid.

ب - نزع كربون لـ UDP-glucuronic acid لتكوين UDP-xylose

ج - بواسطة إنزيمات Epimerases تتحول تلك المركبات في أ، ب لتكوين UDP-galactose و UDP-galacturonic acid و UDP-arabinose. وتلك التفاعلات تساهم في بناء السكريات المتعددة.

وتوضح التفاعلات الآتية مسارات بناء حامض البكتيك Pictic acid

(1) Glucose —(ATP → ADP, Kinase)→ Glucose -1-P ⇌(UTP → P ~ P) UDP- glucose

(2) Galactose —(ATP → ADP, Kinase)→ Galactose-1-P ⇌(UTP → P ~ P) UDP- galactose

ويمكن أن تتحول UDP-glucose و UDP-galactose إلى مركبات UDP-glucuronic acid و UDP-galacturonic acid على التوالي والتي يمكن أن تتحول إلى حامض البكتيك Pictic acid.

UDP - glucuronic acid ⇌ UDP-galacturonic acid → UDP-arabinose → Pectic substances المواد البكتية

أما تفاعلات بناء أشباه السليلوز، والتي تكون بشكل زايلانات Xylans فتكون بالشكل الآتي:

UDP-glucose ⇌(أكسدة) UDP-glucuronic acid —(CO_2, نزع كربون)→ UDP-xylose

زايلانات xylans (أشباه سليلوز)

الفصل الثاني عشر

أيض النيتروجين

Nitrogen Metabolism

يعد النيتروجين من أهم العناصر الغذائية التي يحتاجها النبات وهو يلي عناصر الكربون والهيدروجين والأكسجين من حيث نسبة وجوده في جسم النبات. وكما نوقش في الفصل السادس فإن النيتروجين يدخل في تركيب الأحماض الأمينية والنيكليوتيدات Nucleotides التي تكوِّن البروتينات (الإنزيمات) والأحماض النووية على التوالي، كما يوجد في الكلوروفيل فضلاً عن المرافقات الإنزيمية وهرمونات النمو والقلويدات Alkaloids وغيرها من المركبات المهمة.

تحصل معظم النباتات على النيتروجين من محلول التربة بشكل أيونات NO_3^- أو NH_4^+ فضلاً عن أن بعض النباتات تستفيد من نيتروجين الهواء الجوي من خلال العلاقة التكافلية Symbiotic association مع أنواع البكتريا Bacteria والبكتريا الزرقاء Cyanobacteria والأكتينومايسيتات Actinomycetes التي تحوي إنزيم Nitrogenase المثبت للنيتروجين.

تثبيت النيتروجين Nitrogen Fixation

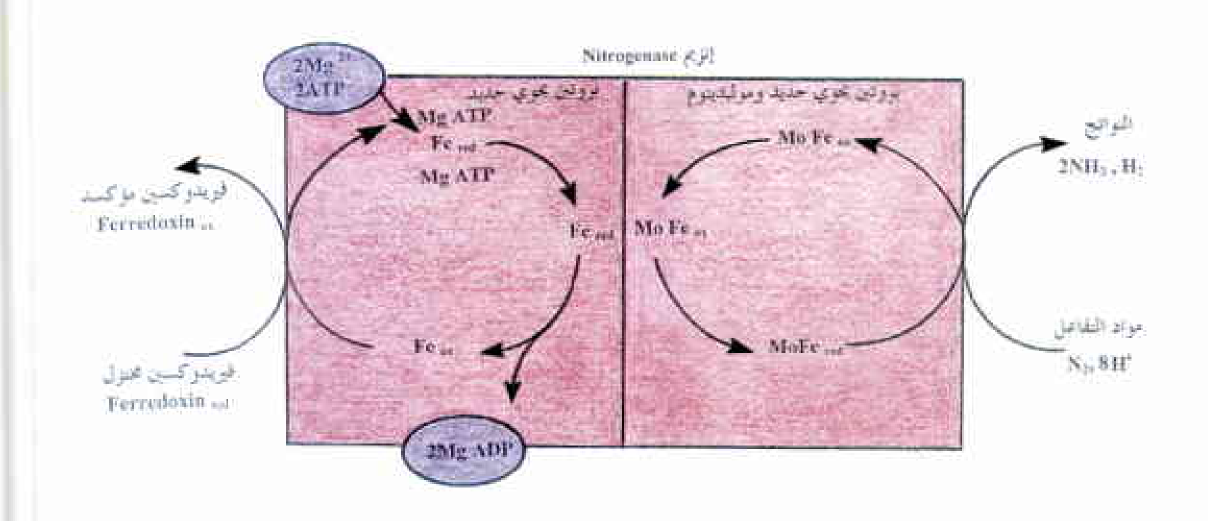
يعد إنزيم Nitrogenase من إنزيمات الكائنات بدائية النواة Prokaryotic organisms والمعروف بدوره في نقل الالكترونات إلى مادة التفاعل حيث يقوم الإنزيم بتسهيل اختزال N_2 إلى NH_4^+ واختزال H^+ إلى غاز H_2.

$$N_2 + 12\,ATP + 6e^- + 8H^+ \xrightarrow{\text{إنزيم}} 2\,NH_4^+ + 12\,ADP + 12\,Pi$$

وفي غياب النيتروجين تقوم الالكترونات السارية خلال إنزيم Nitrogenase باختزال البروتونات لإنتاج H_2.

$$16\,ATP + 8e^- + 8H^+ \xrightarrow{\text{إنزيم}} 4H_2 + 16\,ADP + 16Pi$$

ومن الجدير بالذكر بأنه شخصت ثلاثة أنواع من إنزيم Nitrogenase، فبالإضافة إلى الإنزيم الحاوي على المولبدينوم والحديد MoFe-Nitrogenase، هناك إنزيم يحوي الفاناديوم والحديد VFe-Nitrogenase وآخر يحوي الحديد ومستويات قليلة من المولبدينوم والفاناديوم Fe-Nitrogenase. وتقوم هذه الأنواع بتسهيل عمليات اختزال النيتروجين إلى الأمونيوم وعمليات أخرى (Gallon and Chaplin, 1987؛ Dennis and Turpin, 1993؛ Lea and Leegood, 1993). وإضافة إلى ذلك هناك مجموعة متباينة من مواد التفاعل يقوم هذا الإنزيم باختزالها والتي تمتاز بصغر حجمها واحتوائها على روابط ثلاثية مثل أزايد Azide والسيانيد Cyanide والأستيلين Acetylene وغيرها. ويوضح المخطط كيفية عمل هذا الإنزيم في اختزال النيتروجين إلى أمونيوم.



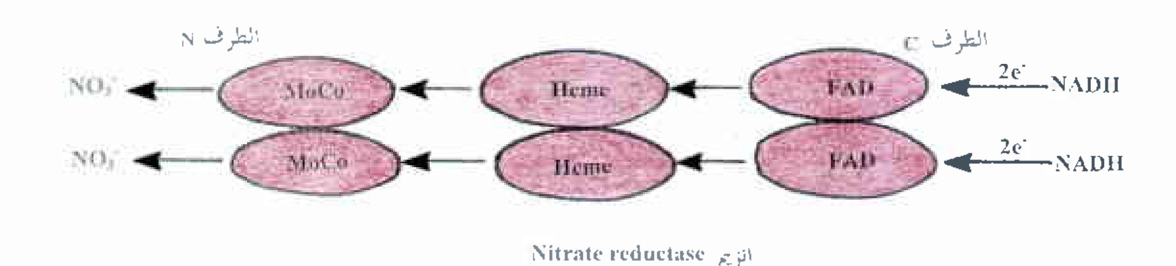
تمثيل النترات Nitrate Assimilation

تعد النترات NO_3^- المصدر الأساسي للنيتروجين المتاح للنباتات الراقية تحت الظروف الطبيعية. كما أن الأمونيا يمكن أن تتحول بسرعة إلى نترات خلال عملية النيترة Nitrification بواسطة البكتريا. وتحت ظروف معينة مثل ضعف التهوية في التربة مع التصريف غير الكافي فإن الأمونيا تتراكم لدرجة السمية، كذلك فإن الترب الحامضية من شأنها تثبيط نمو الكائنات الدقيقة التي تقوم بعملية النيترة وبالتالي يمكن للنباتات تحت هذه الظروف أن تنتفع بالأمونيا مباشرة.

تقوم النترات بتحفيز امتصاصها عن طريق تحفيز نظام نقل خاص، ويبدو أن عملية النقل تجري تحت وساطة مركب حامل Nitrate carrier ذو الخصائص البروتينية، وبالتالي فإن استعمال مثبطات بناء RNA والبروتين توحي بذلك. كذلك فإن الطاقة الأيضية ضرورية لذلك النقل وتبين أنه باستعمال مركبات السيانيد والظروف اللاهوائية ومركب داي نايتروفينول Dinitrophenol المعروف تأثيره في تثبيط الفسفرة التأكسدية وإنتاج ATP (Uncoupler of oxidative phosphorylation) فإن عملية امتصاص النترات تُثبط. وبعد دخول النترات إلى جذر النبات فإنها تختزل إلى أمونيا قبل عملية تمثيلها في مركبات عضوية. ويمكن تلخيص خطوات الاختزال بالشكل الآتي:

$$NO_3^- + NAD(P)H + H^+ + 2e^- \xrightarrow{\text{إنزيم}} NO_2^- + NAD(P)^+ + H_2O$$

ويكون هذا التفاعل بوجود إنزيم Nitrate reductase يُنقل بعدها النتريت NO_2^- إلى البلاستيدات الخضر قبل وصوله إلى تركيزات سامة في السايتوسول. ومما يذكر فإن هذا الإنزيم يتألف من وحدتين متماثلتين وذو كتلة جزيئية ١١٠ إلى ١١٥ كيلو دالتون KDa لكل وحدة. يحوي هذا الإنزيم مجاميع إضافية بشكل FAD و $Cyt.\ b_{557}$ و Mo Co. ويمثل المخطط مرور الالكترونات من الطرف الكربوكسيلي "C" terminus مروراً بتلك المجاميع الإضافية وصولاً إلى الطرف الأميني "N" terminus حيث تتم عملية اختزال النترات عند طرف Mo Co. كذلك فإن الزيادة في النترات قد تتراكم في الفجوة عبر قنوات خاصة. ويتحول NO_2^- داخل البلاستيدة الخضراء إلى أمونيا بوجود إنزيم Nitrite reductase.



انزيم Nitrate reductase

$$NO_2^- + 6e^- + 8H^+ \xrightarrow{\text{إنزيم}} NH_4^+ + 2H_2O$$

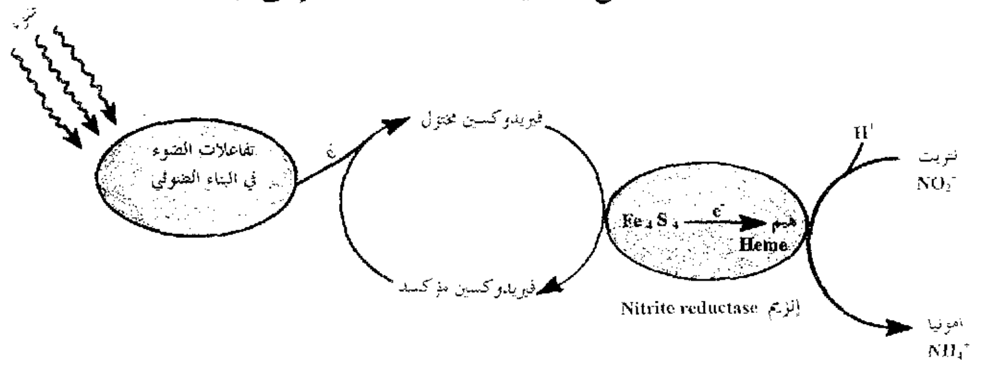
ويبدو أن هذا الإنزيم يتخذ صورتين مختلفتين، فالإنزيم الذي يسهل هذا التفاعل

في البلاستيدات الخضر يسمى Ferredoxin-nitrite reductase بينما في البلاستيدات الأولية فإن ذلك الإنزيم يسمى NAD(P) H-nitrite reductase. وفي الأنسجة الخضر تكون عملية اختزال النتريت NO_2^- بوساطة الفيريدوكسين المختزل:

$$NO_2^- + 6\,Fd_{red.} + 6e^- + 8H^+ \xrightarrow{E} NH_4^+ + 6\,Fd_{ox.} + 2H_2O$$

Fd = Ferredoxin   فيريدوكسين

وقد وجد أن إنزيم Ferredoxin-nitrite reductase مؤلف من عديد بيبتيد واحد بكتلة جزيئية ٦٠ كيلو دالتون ويحوي مجموعتين إضافيتين هما تركيب عنقودي من $Fe_4\,S_4$ وهيم Heme متخصص. المخطط يوضح عملية اختزال NO_2^- إلى NH_4^+.



أما في الأنسجة غير الخضر فإنها تستفيد من NADH, NADPH كمركبات مانحة للالكترونات

$$NO_2^- + 3\,NAD(P)H + 6e^- + 5H^+ \xrightarrow{E} NH_4^+ + 3\,NAD(P)^+ + 2H_2O$$

وحالما تتكون أيونات الأمونيوم أو الأمونيا فإنها تثبت بسرعة في مركبات عضوية.

تمثيل الأمونيوم Ammonium Assimilation

كما ذُكر سابقاً فإن الترب الحامضية مثبطة لبكتريا النيترة Nitrifying bacteria وبالتالي فإن أيونات الأمونيوم NH_4^+ هي الشكل الأكثر توافراً في مثل هذه الظروف بالرغم من أن للتركيز العالي من NH_4^+ سمية واضحة لمعظم النباتات، فإن عدداً كبيراً من النباتات متأقلم للترب الحامضية وتفضل NH_4^+ أكثر من NO_3^- كمصدر نيتروجيني. ويعتقد بعض العلماء أن أيونات NH_4^+ تُمتص امتصاصاً نشطاً، وتؤكد الدراسات بأن NH_4^+ يدخل التفاعلات الأيضية بسرعة سواءً كان ذلك في أحماض أمينية أو أميدات أو في مركبات نيتروجينية أخرى. وأن جزءاً يسيراً من NH_4^+ يمكن أن يُخزن في أنسجة

النبات أو يُنقل بواسطة عناصر الخشب. ويتضمن المسار الأيضي الابتدائي لتمثيل NH_4^+ مشاركة إنزيمين:

١- Glutamine synthetase (GS) (Glutamate - NH_3 Ligase)

٢- Glutamate synthase

والذي يسمى Glutamine oxoglutarate aminotransferase (GOGAT)

وثمة إنزيم آخر يشترك في أيض NH_4^+ وهو: Glutamate dehydrogenase (GDH)

ويوضح الشكل (١٢-١) المسارات الأيضية التي تشترك بها تلك الإنزيمات في عملية تمثيل أيونات الأمونيوم. ومن الجدير بالذكر فإن تلك التفاعلات تحصل في مختلف عضيات الخلية سواءً كانت بلاستيدات خضر أو سايتوسول أو مايتوكوندريا.

ولكن يمكن تحديد مسارين لتلك التفاعلات والتي تبدو متداخلة حيث يتضمن المسار الأول تضمين الأمونيا بوجود عامل اختزال للحامض العضوي الفا-كيتوجلوتارات α-ketoglutarate إلى إنتاج جلوتامات Glutamate. ويتوسط في هذا التفاعل إنزيم Glutamate dehydrogenase الذي يوجد في البلاستيدات الخضر والمايتوكوندريا. أما المسار الثاني فهو تضمين الأمونيا في حامض الجلوتاميك بوجود ATP وإنزيم Glutamine synthetase (Glutamate - NH_3 Ligase) حيث يتكون جلوتامين Glutamine. والمركب الأخير يتحول إلى جلوتامات بتفاعله مع الفاكيتوجلوتارات وبوساطة إنزيم Glutamate synthase. وهذا الإنزيم موجود في البلاستيدات الخضر والسايتوسول لخلايا الورقة بينما يوجد فقط في سايتوسول خلايا الجذر.

المركبات النيتروجينية في النبات

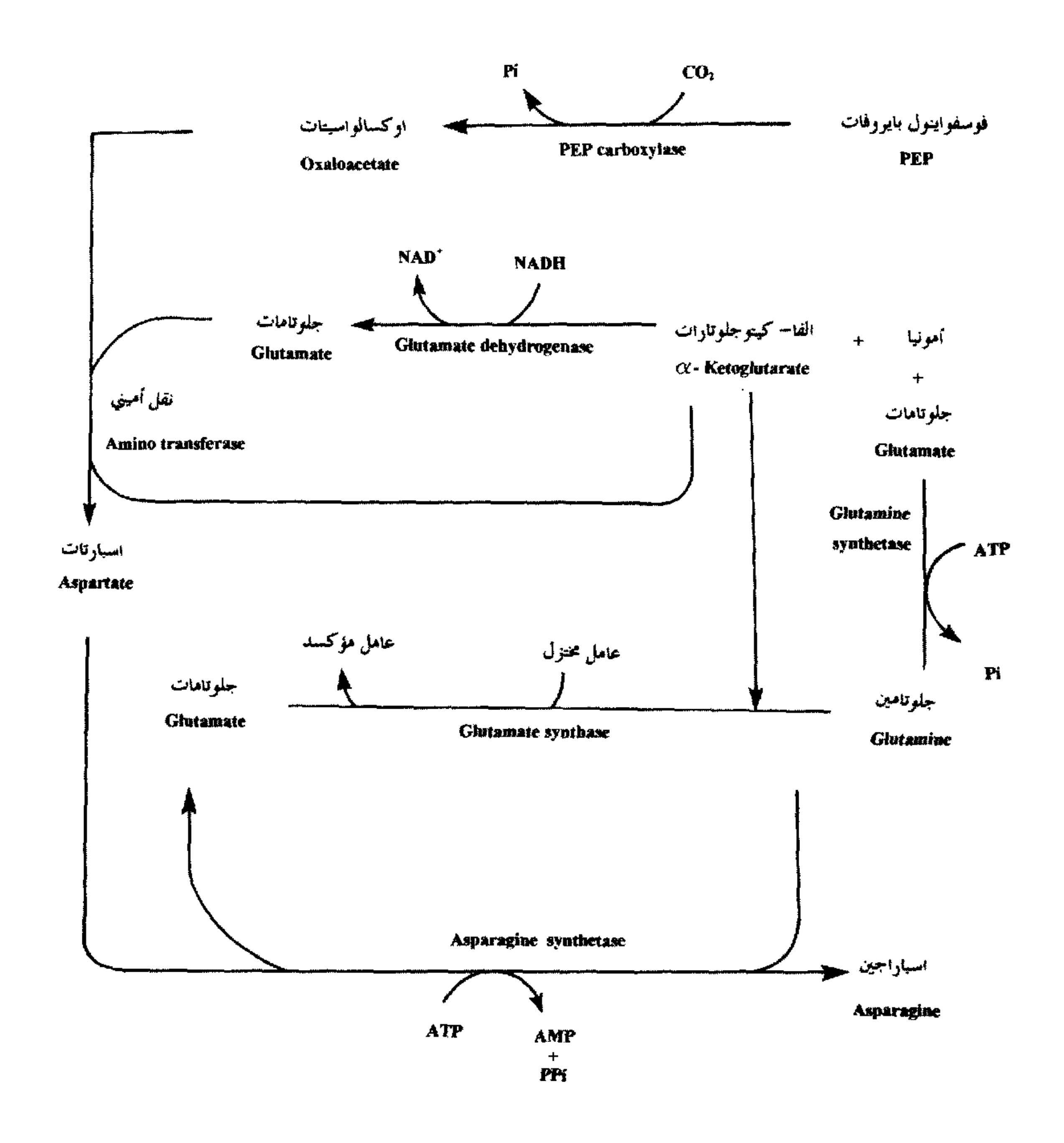
Nitrogenous Compounds in Plants

أ- الأحماض الأمينية Amino Acids

تشكل الأحماض الأمينية وحدات جزيئية لبناء البروتين في أجسام الكائنات الحية. وتمتاز معظم الأحماض الأمينية بالتركيب العام:

$$\begin{array}{c} H \\ | \\ NH_2 - C - COOH \\ | \\ R \end{array}$$

والمجموعة R تمثل مجموعة الكيل Alkyl group والتي يمكن أن تكون H- أو مجموعة أليفاتية Aliphatic group أو مجموعة عطرية (أروماتية) Aromatic group.



شكل (١٢-١)

تمثيل الأمونيوم، والمسارات الأيضية المختلفة التي تشترك بها الأمونيا في بناء مختلف المركبات

من أحماض أمينية وأميدات وأحماض عضوية

ويتراوح عدد الأحماض الأمينية في النبات نحو ٢٠ حامضاً أمينياً، بيد أن المراجع

المختلفة قد تباينت في إعطاء عدد محدد ومعين لتلك المركبات. كذلك فإن النبات يقوم ببناء مئات الأحماض الأمينية التي عادة لاتدخل في تركيب البروتينات ولذا فهي تسمى أحماض أمينية غير بروتينية Non-protein amino acids. ومن أمثلة تلك الأحماض الأمينية Homoserine و Diaminopimelic acid و Canavanine، وتزداد تركيزات هذه المركبات تحت ظروف الإجهاد. ويوضح الشكل (١٢-٢) أهم الأحماض الأمينية البروتينية في النبات.

ب - البروتينات Proteins

تتكون البروتينات من وحدات من أحماض أمينية والتي ترتبط فيما بينها بروابط بيبتيدية Peptide bonds. تقوم كل رابطة بيبتيدية بربط مجموعة كربوكسيل COOH- من حامض أميني مع مجموعة أمين NH_2- من حامض أميني آخر. والشكل (١٢-٣) يوضح الرابطة البيبتيدية.

وبتكرار الروابط البيبتيدية يتكون عديد البيبتيد. ويمكن التصور بأن البروتين مؤلف من ٢٠ حامض أميني وكل واحد من هذه الأحماض قد يوجد بتكرار متعدد في السلسلة الواحدة من الأحماض الأمينية التي تشكل البروتين. ويتراوح الوزن الجزيئي للبروتينات من ٦٠٠٠ إلى عدة ملايين دالتون. وهناك أربعة أنواع من تراكيب البروتين ويعود ذلك إلى نوعية الروابط التي تربط الأحماض الأمينية فضلاً عن عدد سلاسل عديد البيبتيد التي تشكل البروتين وهي:

١- التركيب الابتدائي Primary structure

٢- التركيب الثانوي Secondary structure

٣- التركيب الثلاثي Tertiary structure

٤- التركيب الرباعي Quaternary structure

ويوضح الشكل (١٢-٤) المستويات الأربعة لتركيب البروتين في الكائنات الحية. وهناك أنواع من الروابط التي تربط الأحماض الأمينية لتشكيل تلك المستويات (شكل ١٢-٥).

تقسيم البروتينات Classification of Proteins

تُقسم البروتينات إلى قسمين رئيسيين وذلك تبعاً لخصائصها الكيميائية والفيزيائية ومكونات الجزيء البروتيني:

أحماض أمينية ذات مجموعة ألكيل (R group) كارهة للماء (غير قطبية)

جلايسين Glycine (Gly)

ألانين Alanine (Ala)

فالين Valine (Val)

ليوسين Leucine (Leu)

ايزوليوسين Isoleucine (Ileu)

برولين Proline (Pro)

فينايل ألانين Phenylalanine (Phe)

تربتوفان Tryptophan (Try)

ميثيونين Methionine (Met)

سيستين Cysteine (Cys)

أحماض أمينية ذات مجموعة ألكيل (R group) محبة للماء (قطبية)

مجاميع ألكيل (R groups) متعادلة

أسباراجين Asparagine (Asn)

جلوتامين Glutamine (Gln)

سيرين Serine (Ser)

ثريونين Threonine (Thr)

تايروسين Tyrosine (Tyr)

مجاميع ألكيل (R groups) قاعدية

لايسين Lysine (Lys)

أرجينين Arginine (Arg)

هيستيدين Histidine (His)

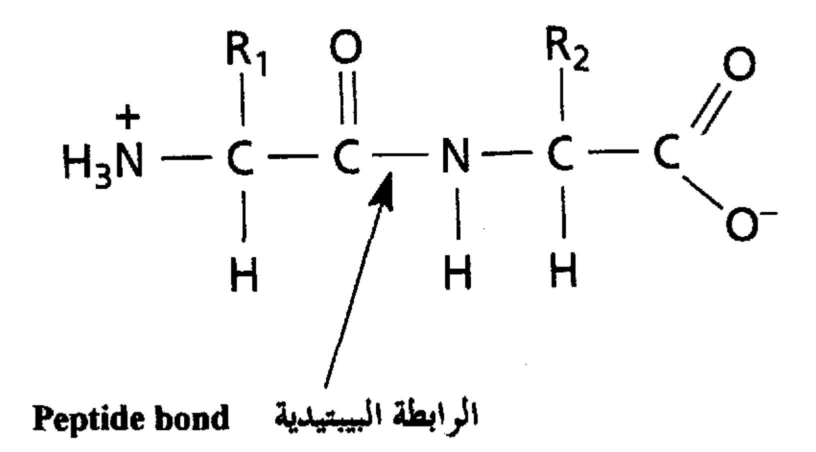
مجاميع ألكيل (R groups) حامضية

أسبارتات Aspartate (Asp)

جلوتامات Glutamate (Glu)

شكل (١٢-٢)

الأحماض الأمينية والأميدات الموجودة في النبات



شكل (١٢-٣)

Peptide bond الرابطة الببتيدية

أ - **البروتينات البسيطة** Simple Proteins

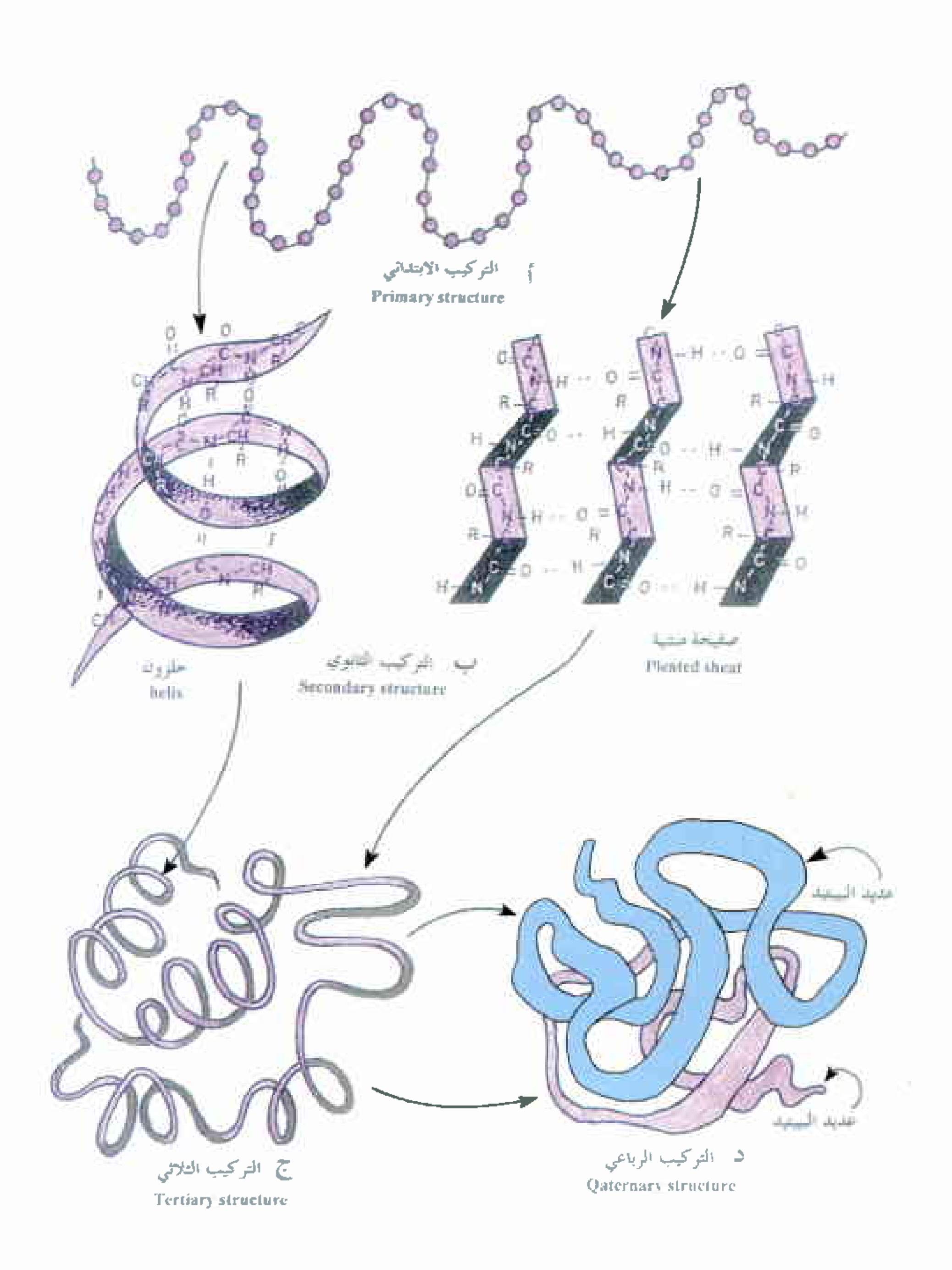
وهي البروتينات التي تُنْتِجْ أحماضاً أمينيةً فقط عند تحللها مائياً. وتستند عملية تقسيم البروتينات البسيطة على خصائص ذوبانها حيث تقسم إلى ست مجاميع رئيسية:

١- البيومينات Albumins: تذوب في الماء ومحاليل الأملاح المخففة وتتخثر عندما تتعرض للحرارة. ومن أمثلتها الفا-أميليز.

٢- جلوبيولينات Globulins: لاتذوب في الماء أو أنها قليلة الذوبان فيه لكنها تذوب في محاليل الأملاح المخففة وتتخثر عندما تتعرض للحرارة. ومن أمثلتها البروتينات المختزنة في البذور.

٣- جلوتيلينات Glutelins: لاتذوب في المحاليل المتعادلة لكنها لاتذوب في الأحماض الضعيفة أو المحاليل القاعدية. توجد بشكل رئيسي في حبوب نباتات القمح والشعير والذرة والأرز.

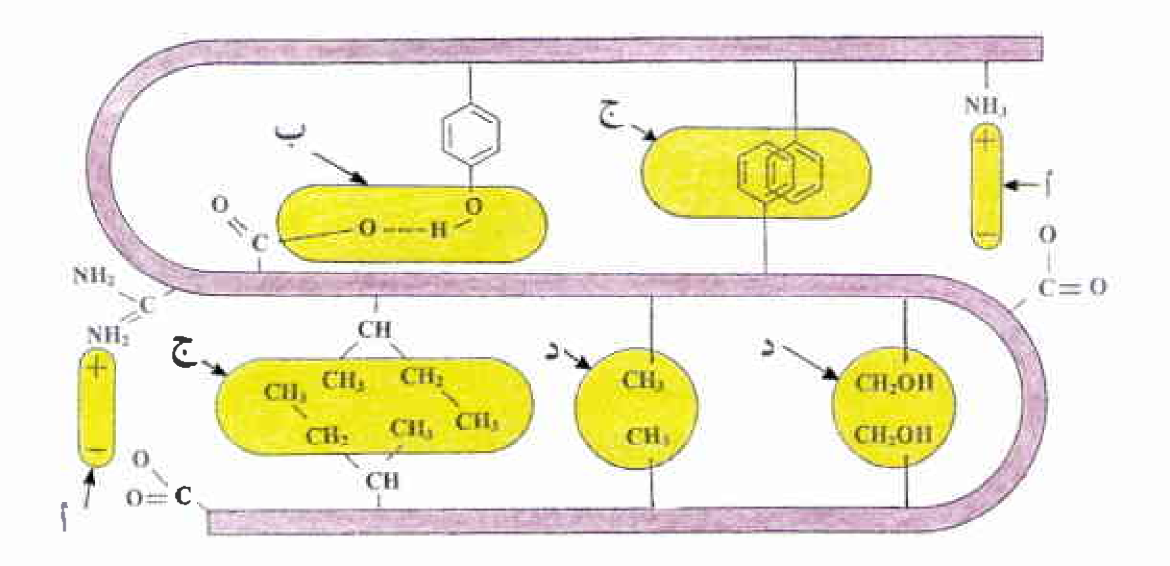
٤- برولامينات Prolamins: لاتذوب في الماء لكنها تذوب في ٧٠ - ٨٠٪ كحول اثيلي ولاتذوب في الكحول الأثيلي المطلق. وبتحلل هذه البروتينات فإنها تنتج كميات كبيرة من البرولين والأمونيا ومن هنا جاءت تسميتها برولامين. ومن أمثلتها زين Zein في الذرة وجليادين Gliadin في القمح وهوردين Hordein في الشعير.



شكل (١٢-٤)

المستويات الأربعة لتركيب البروتين

أ - التركيب الابتدائي، ب -التركيب الثانوي، ج -التركيب الثلاثي، د -التركيب الرباعي



شكل (١٢-٥)

أنواع الروابط الموجودة في البروتينات والتي تربط الأحماض الأمينية

(أ) رابطة أيونية

(ب) رابطة هيدروجينية

(ج) رابطة بين سلاسل جانبية غير مستقطبة (كارهة للماء)

(د) رابطة فان ديرفال Vander waals

٥- هستونات Histones: وهي غنية بالأحماض الأمينية القاعدية مثل الأرجينين ولايسين وتذوب في الماء. وهذه توجد في أنوية الخلايا وقد ترتبط مع الأحماض النووية.

٦- بروتامينات Protamines: وهي تشبه الهستونات حيث أنها غنية بالأحماض الأمينية القاعدية وتذوب في الماء توجد مرتبطة مع الأحماض النووية، لكنها لاتحوي على الأحماض الأمينية تايروسين وتربتوفان والأحماض الأمينية الكبريتية.

ب - البروتينات المقترنة Conjugated Proteins

تمتاز هذه البروتينات باحتوائها على مكونات أخرى بجانب الأحماض الأمينية، والتي يُشار إليها كمجموعة إضافية Prosthetic group. وتقسم إلى خمس مجاميع رئيسية:

١- بروتينات نووية Nucleoproteins: والتي بتحللها مائياً تُنتج بروتينات بسيطة زائداً حامض نووي. وقد لاتكون البروتينات النووية موجودة فعلاً لكنها قد تكون اصطناعية تظهر من جراء المعاملة عند فصل تلك المركبات.

٢- بروتينات سكرية Glycoproteins: وهي بروتينات حاوية كميات صغيرة من الكربوهيدرات كمجاميع إضافية. وتوجد في الأغشية البلازمية حيث تؤدي دور المجسات لاستقبال الإشارات والمحفزات.

٣- بروتينات دهنية Lipoproteins: وهي بروتينات حاوية على دهون فوسفاتية مثل ليسيثين Lecithin وسيفالين Cephalin كمجاميع إضافية وهي توجد في الأغشية البلازمية كما أنها توجد في النواة وأغشية الثايلاكويد في البلاستيدات الخضر.

٤- بروتينات صبغية Chromoproteins: وتشمل إضافة إلى البروتينات صبغات مختلفة، فهناك فلافوبروتينات Flavoproteins وبروتينات شبه كاروتينية (كاروتينويدية Carotenoid proteins) وبروتينات كلوروفيلية Chlorophyll proteins وغيرها والمجموعة الإضافية في هذه البروتينات هي الصبغة.

٥- بروتينات معدنية Metalloproteins: تضم عدداً كبيراً من الإنزيمات التي تحوي المعادن كمنشطات. وتشمل كثير من الإنزيمات التي تحفز التفاعلات الأيضية المختلفة.

ج- الأحماض النووية Nucleic Acids

وهي عبارة عن جزيئات كبيرة ذات أهمية بالغة للخلية لأنها تقوم بدور رئيسي في خزن ونقل وتعبير المعلومات الوراثية. وهي بوليمرات Polymers مؤلفة من وحدات متكررة تسمى نيكليوتيدات Nucleotides. ويتألف كل نيكليوتيد من مجموعة فوسفات وسكر خماسي رايبوز D-Ribose أو رايبوز منقوص الأكسجين D-Deoxyribose وقاعدة نيتروجينية إما بيورين Purine أو بايريميدين Pyrimidine. وهناك قاعدتان بيورينيتان هما أدينين Adenine وجوانين Guanine وثلاث قواعد بايريميدينية هي ثايمين Thymine وسايتوسين Cytosine ويوراسل Uracil. ويوجد نوعان من الأحماض النووية هما DNA (Deoxyribonucleic acid) و RNA (Ribonucleic acid) ويختلف الحامضان النوويان من حيث التركيب الكيمياوي كما يختلفان في دورهما في الخلية.

الحامض النووي الرايبوزي منقوص الأكسجين DNA

يتألف DNA من وحدات نيكليوتيدية كل منها يتألف من:

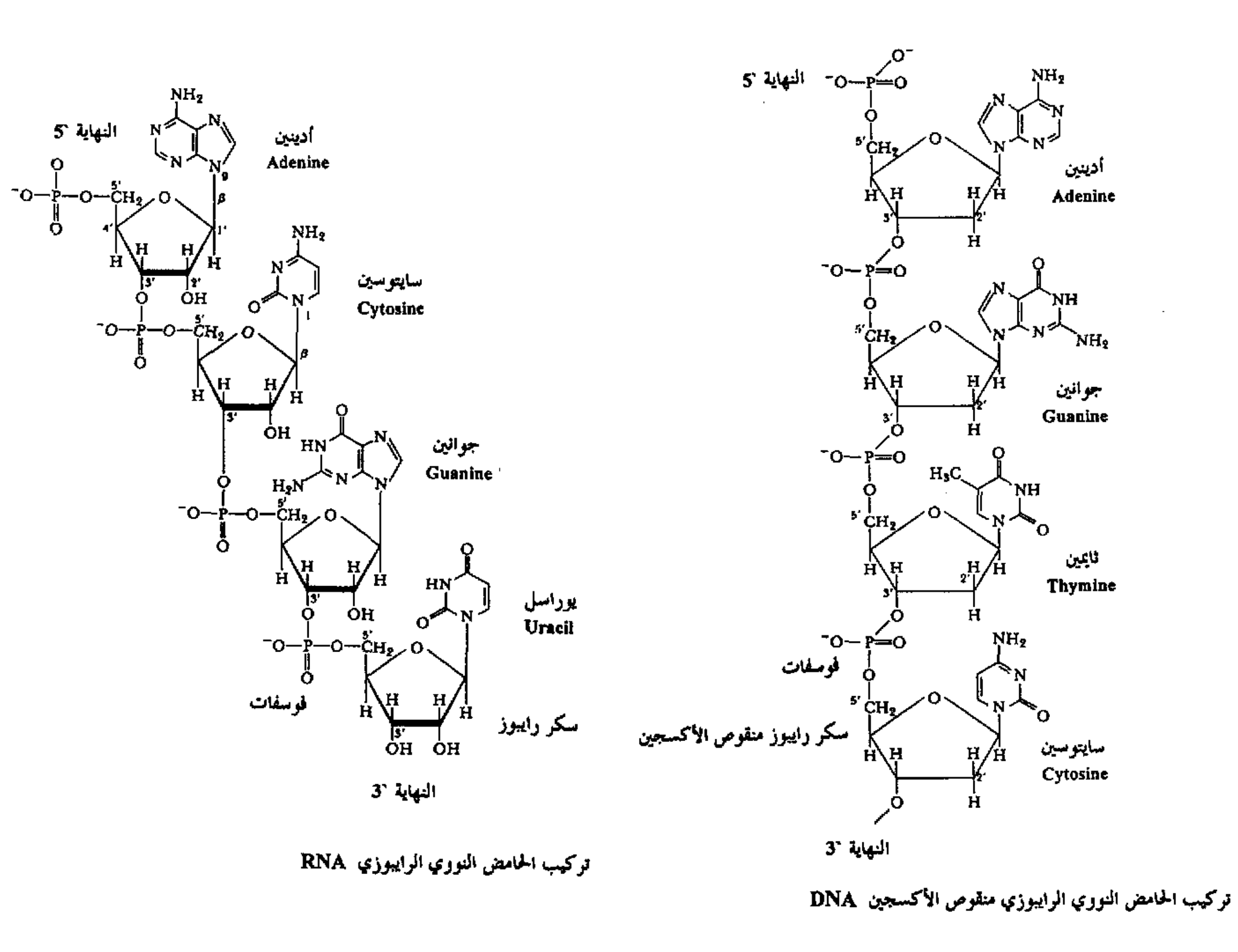
١- فوسفات

٢- سكر رايبوز منقوص الأكسجين

٣- قواعد نيتروجينية.

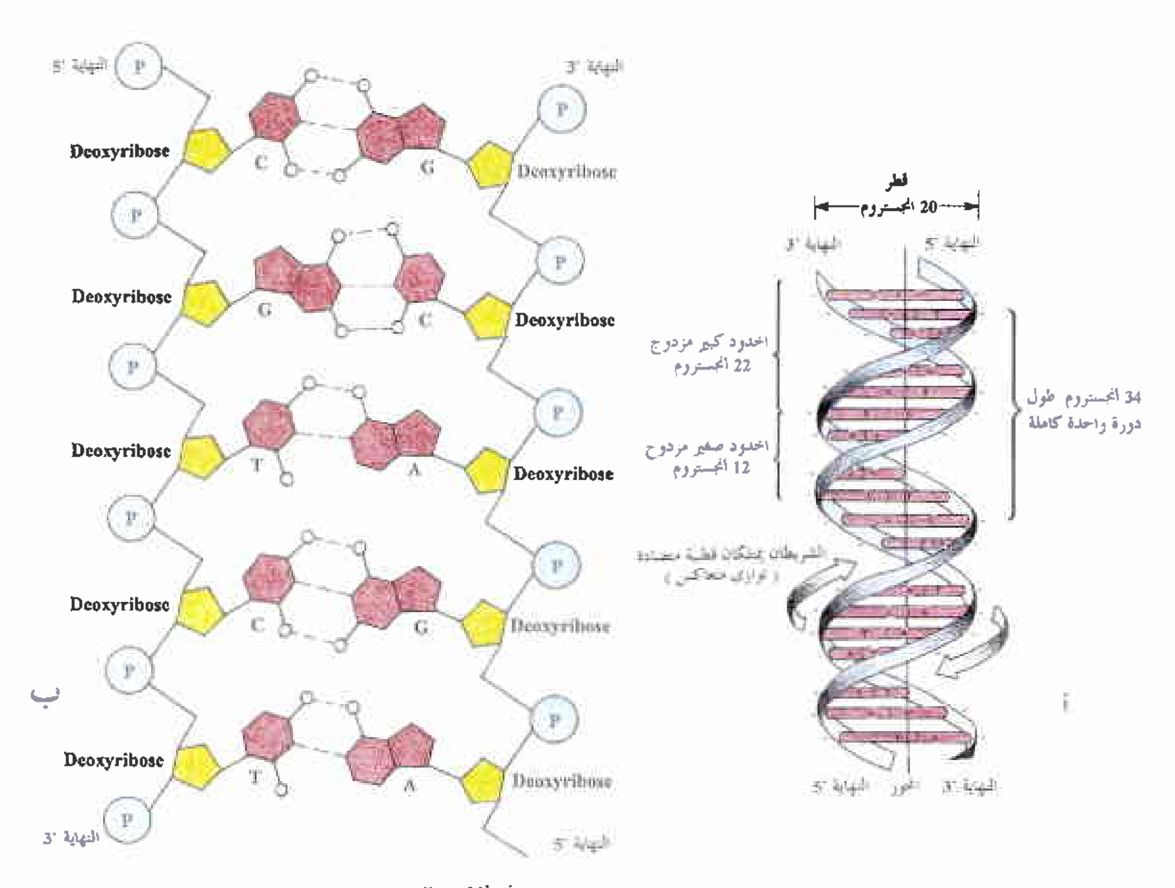
وهناك أربع قواعد نيتروجينية تدخل في تركيب DNA هي أدينين وجوانين (بيورينات) وثايمين وسايتوسين (بايريميدينات) (شكل ١٢-٦). يوجد حامض DNA في النواة (الصبغيات أو الكروموسومات) والبلاستيدات والمايتوكوندريا حيث يرتبط أساساً بنقل المعلومات الوراثية في تلك العضيات وذلك بتحديد أنواع البروتينات المراد بناءها.

وقد أشارت الدراسات التي أنجزت في الخمسينيات من القرن العشرين الميلادي بأن جزيء DNA ذو تركيب خاص فهو عبارة عن حلزون مزدوج مؤلف من سلسلتين ملتويتين متكاملتين ومتعاكستين بمعنى أن إحدى السلسلتين تسير بعكس اتجاه السلسلة الأخرى. وتسير الأولى بالاتجاه '3 ⟵ '5 بينما الأخرى تسير بالإتجاه '5 ⟵ '3. واتجاه السلسلة '3 ⟵ '5 يعني أن السلسلة تبدأ بفوسفات يتصل بكربون رقم 3 من السكر الرايبوزي منقوص الأكسجين، بينما اتجاه السلسلة '5 ⟵ '3 يعني أن السلسلة تبدأ بفوسفات يتصل بكربون رقم '5 من السكر الرايبوزي منقوص الأكسجين. ويتركب العمود الفقري لكل سلسلة من وحدات متبادلة من فوسفات وسكر الرايبوز منقوص الأكسجين، كما أن قواعد البيورين والبايريميدين عبارة عن مركبات عطرية (أروماتية) ذات الفة قليلة مع الماء، وبالتالي فإنها تتجه للداخل كي تشكل أزواج من القواعد تمسك السلسلتين مع بعضها البعض (شكل ١٢-٧). وترتبط أزواج القواعد النيتروجينية بواسطة روابط هيدروجينية. ومن الجدير بالذكر بأن المسافة المحصورة بين العمودين الفقريين تكفي لازدواج الأدينين مع الثايمين (A = T) والجوانين مع السايتوسين (G ≡ C) كما يلاحظ في الشكل أعلاه. وأن تتابع القواعد النيتروجينية في أي من السلسلتين إنما يعطي شفرة وراثية يمكن التعبير عنها بشكل بروتين كما سنلاحظ ذلك لاحقاً عند مناقشة بناء البروتين. وعليه فإن المورثات (الجينات Genes) أو العوامل الوراثية ماهي إلا جزء من DNA يُعبر عنه خلال عملية بناء البروتين.



شكل (١٢-٦)

مكونات الأحماض النووية DNA و RNA



شكل (١٢-٧)

تركيب DNA

أ - الحلزون المزدوج وازدواج القواعد النيتروجينية

ب - التركيب التفصيلي لـ DNA يوضح اتجاه السلسلتين وارتباط القواعد النيتروجينية بواسطة الروابط الهيدروجينية

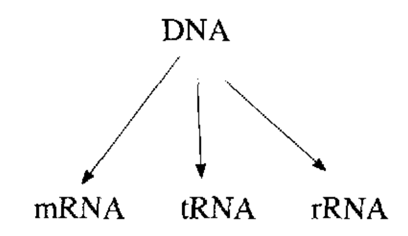
الحامض النووي الرايبوزي RNA

يتألف RNA من وحدات نيكليوتيد كل منها يتألف من:

١- فوسفات

٢- سكر رايبوز

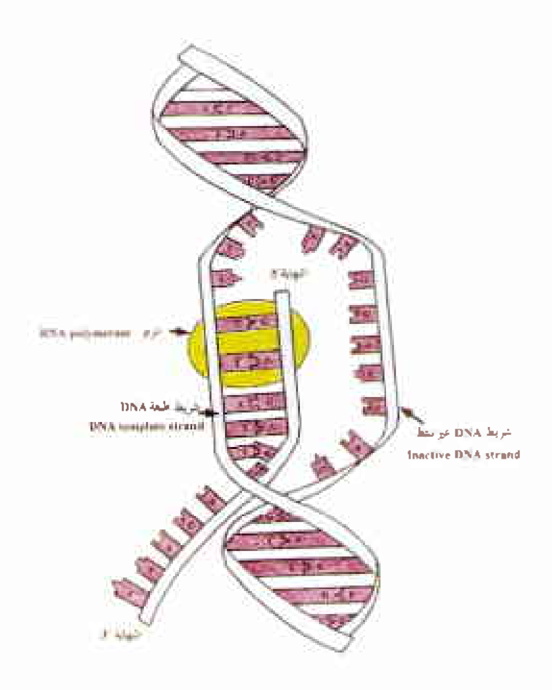
٣- قواعد نيتروجينية: وهناك أربع قواعد نيتروجينية تدخل في تركيب RNA هي أدينين وجوانين (بيورين) وسايتوسين ويوراسل (بايريميدين) (شكل ١٢-٦)، حيث يلاحظ استبدال الثايمين باليوراسل. ويبدو أن القاعدة يوراسل تتكامل مع الأدينين بدلاً من الثايمين أثناء عملية النسخ لإنتاج RNA. ويوجد RNA في كل مكان من الخلية فهو يوجد داخل النواة وفي السايتوبلازم وفي البلاستيدات والمايتوكوندريا، وكذلك في الشبكة الإندوبلازمية الخشنة حيث يرتبط مباشرة بعملية بناء البروتين. وبالرغم من تشابه بناء RNA مع DNA من حيث التركيب الحلزوني إلا أن RNA مؤلف من سلسلة واحدة ذات تتابع للقواعد النيتروجينية. ويقوم DNA بتوجيه بناء RNA ذلك أن DNA يعمل كقالب (طبعة) Template حيث يقوم الإنزيم RNA polymerase بعمل نسخة من السلسلة المتممة الخاصة بـ DNA والتي تسمى RNA وتسمى هذه العملية بالنسخ أو الاستنساخ Transcription (شكل ١٢-٨). ومن الجدير بالذكر بأن عملية نسخ DNA لتكوين RNA يكون بأشكال متعددة وكل منها له دور خاص في عملية بناء البروتين. فهناك mRNA (الرسول) الذي يمنح المعلومات التي تملي تعاقب الأحماض الأمينية عند بناء عديد الببتيد. ويقوم tRNA (الناقل) بتوجيه الحامض الأميني الصحيح إلى الموقع التالي في سلسلة عديد الببتيد المتكونة. و rRNA (الرايبوسومي) هو النوع الرئيسي الثالث من RNA، وهو مكون مهم للرايبوسومات التي هي موقع لبناء البروتين.



أيض الأحماض الأمينية والأميدات

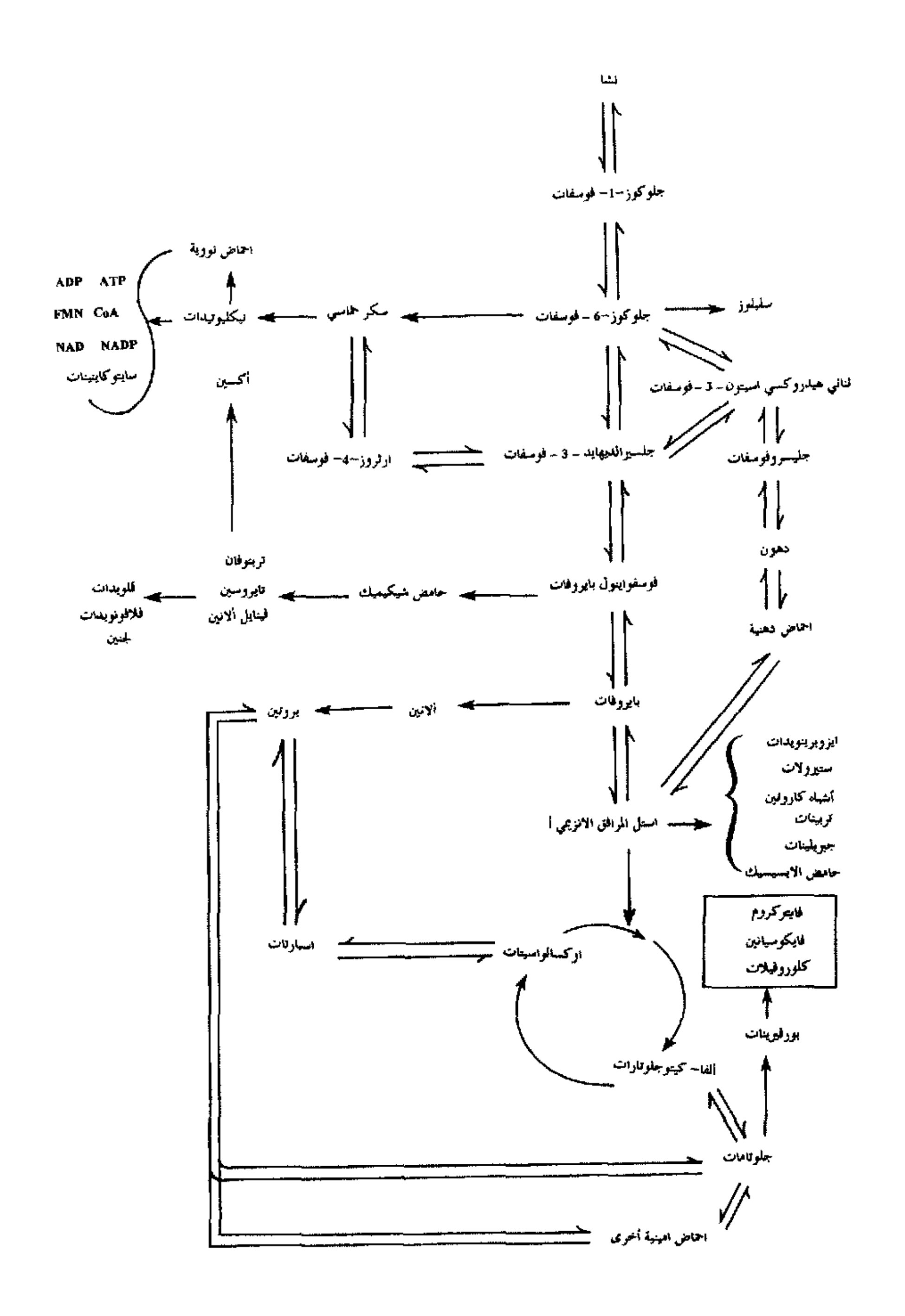
Metabolism of Amino Acids and Amides

تشمل عمليات الأيض البناء الحيوي لبناء مركبات عديدة مهمة في حياة النبات وكذلك دخولها في مختلف التفاعلات الحيوية. وإذا ما إستثنينا وجود الأحماض الأمينية في البروتينات، فإن للأحماض الأمينية دور مهم في عمليات نقل النيتروجين بين الجذور والأوراق والثمار وغيرها. وهي بادئات لبناء الكلوروفيل ومركبات أخرى تحوي النيتروجين مثل مركب البيوتين Biotin (من حامض الاسبارتيك) والثيامين بايروفوسفات (من ألانين وميثيونين) والمرافق الإنزيمي أ (من فالين وحامض الاسبارتيك وسيستين). هذا فضلاً عن أن الأحماض الأمينية تفيد كمصدر كربون ونيتروجين لبناء معظم المنتجات الثانوية أو الطبيعية مثل القلويدات Alkaloids والأحماض الفينولية Phenolic acids والمركبات المولدة للسيانيد Cyanogenic compounds. وكذلك يتحول حامض الجلوتاميك Glutamic acid إلى حامض الفا-كيتوجلوتاريك α-Ketoglutaric acid الذي يدخل دورة كريبس حيث يساهم في إنتاج الطاقة أو إنتاج مركبات وسطية لمختلف عمليات البناء الحيوي (شكل ١٢-٩).



شكل (١٢-٨)

شكل يوضح عملية النسخ حيث تتكون نسخة متممة بشكل RNA من DNA



شكل (١٢-٩)

شكل يوضح التحلل السكري ودورة كريبس ومساهمتها في توفير مركبات وسطية لمختلف الفعاليات الحيوية، البروتينات توفر مركبات تساهم في مختلف عمليات البناء الحيوي

ويمكن توضيح ذلك بما يلي:

أ - تمثيل الأمونيا Ammonia Assimilation

مما هو معروف بأن كافة نيتروجين النبات يتمثل في بادئ الأمر بشكل جلوتامين نظراً للألفة العالية بين إنزيم Glutamine synthetase والأمونيا. ويعمل هذا الإنزيم متوافقاً مع إنزيم Glutamate synthase في جملة من تفاعلات يُطلق عليها دورة Glutamate synthase Cycle والتي تشتمل على عدد من التفاعلات أهمها تفاعل حامض ألفا-كيتوجلوتاريك مع الأمونيا بوجود الإنزيم Glutamate dehydrogenase الذي يسهل اختزال الحامض العضوي لتكوين حامض الجلوتاميك (شكل ١٢-١). وثمة مسارات أخرى مشمولة في عملية تمثيل الأمونيا والتي تتضمن الإنزيمات الآتية:

Alanine dehydrogenase

Asparagine synthetase

Aspartate dehydrogenase

و Aspartase

ويوضح الشكل (١٢-١٠) التفاعلات التي تجري تحت سيطرة تلك الإنزيمات. ويلاحظ اشتراك عدد من الأحماض العضوية في تلك المسارات مثل البايروفات والأوكسالواسيتات وفيومارات، فضلاً عن فوسفواينول بايروفات PEP والفا كيتوجلوتارات (شكل ١٢-١).

ب - نقل مجاميع الأمين Transamination

تعد عمليات نقل المجموعة الأمينية جوهرية وأساسية في أيض الأحماض الأمينية حيث تتم عملية توزيع النيتروجين من الجلوتامات إلى أحماض أمينية أخرى في كافة الخلايا والعضيات. وأن الإنزيمات الناقلة Transaminases تسهل نقل مجموعة أمين من الفا - كربون لحامض أميني إلى ألفا - كربون لحامض كيتو لإنتاج حامض أميني جديد وحامض كيتو جديد.

$$\underset{\text{حامض أميني أ}}{\begin{matrix} R_1 \\ | \\ HCNH_2 \\ | \\ COOH \end{matrix}} + \underset{\text{حامض كيتو ب}}{\begin{matrix} R_2 \\ | \\ C=O \\ | \\ COOH \end{matrix}} \xrightarrow{E} \underset{\text{حامض كيتو أ}}{\begin{matrix} R_1 \\ | \\ C=O \\ | \\ COOH \end{matrix}} + \underset{\text{حامض أميني ب}}{\begin{matrix} R_2 \\ | \\ H-C-NH_2 \\ | \\ COOH \end{matrix}}$$

أ

بايروفات + أمونيا + $NAD(P)H+H^+$ ← ألانين + ماء + $NAD(P)^+$

$$Pyruvate + NH_3 + NAD(P)H+H^+ \longrightarrow Alanine + H_2O + NAD(P)^+$$

$$CH_3-CO-COOH + NH_3 + NAD(P)H + H^+ \longrightarrow CH_3-HCNH_2-COOH + H_2O + NAD(P)^+$$

ب

أسبارتات + أمونيا ← أسباراجين

$$Aspartate + NH_3 \longrightarrow Asparagine$$

$$HOOC-CH_2-HCNH_2-COOH + NH_3 \xrightarrow[Mg^{2+}]{ATP \quad AMP + PP_i} CONH_2-CH_2-HCNH_2-COOH$$

ج

أوكسالوأسيتات + أمونيا + $NAD(P)H+H^+$ ← أسبارتات + ماء + $NAD(P)^+$

$$Oxaloacetate + NH_3 + NAD(P)H+H^+ \longrightarrow Aspartate + H_2O + NAD(P)^+$$

$$HOOC-CH_2-CO-COOH + NH_3 + NAD(P)H + H^+ \longrightarrow HOOC-CH_2-HCNH_2-COOH + H_2O + NAD(P)^+$$

د

فيومارات + أمونيا ← أسبارتات

$$Fumarate + NH_3 \longrightarrow Aspartate$$

$$HOOC-CH=CH-COOH + NH_3 \longrightarrow HOOC-CH_2-HCNH_2-COOH$$

شكل (١٢-١٠)

تمثيل الأمونيا في مختلف التفاعلات الحيوية. والإنزيمات المشتركة بهذه التفاعلات كما يلي:

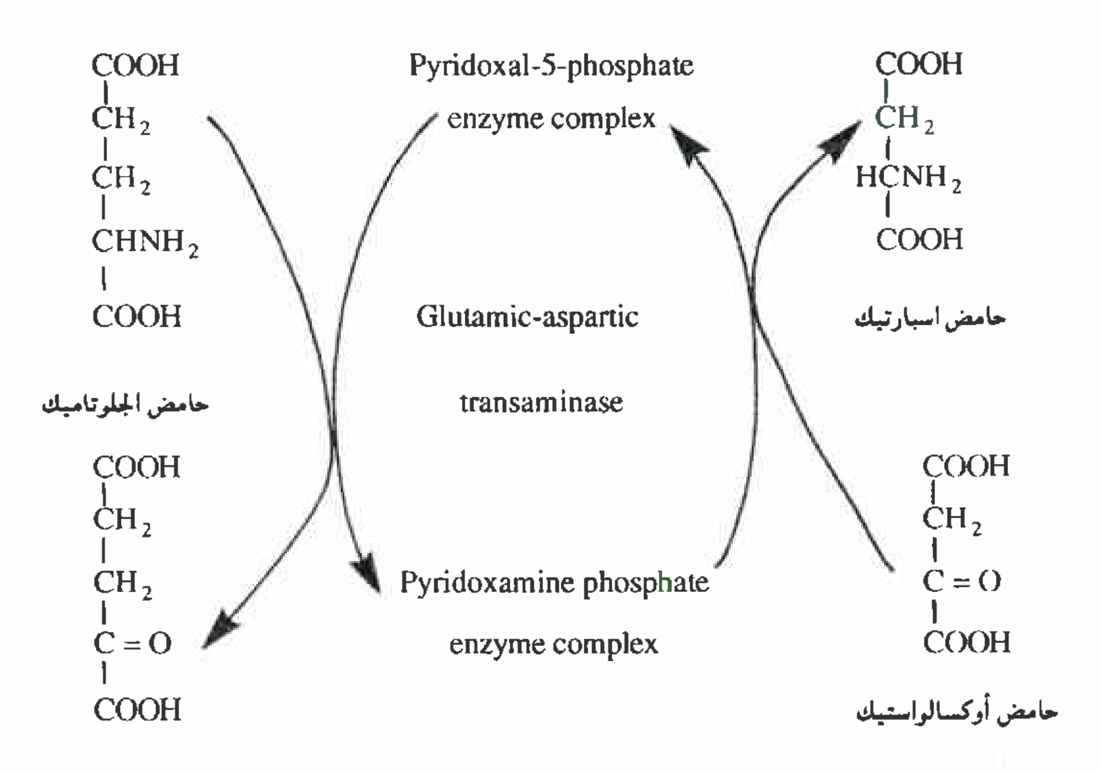
أ - Alanine dehydrogenase

ب - Asparagine synthetase

ج - Aspartate dehydrogenase

د - Aspartase

والإنزيم هنا يمكن أن يسمى أيضاً Aminotransferase، ولكل إنزيم من تلك الإنزيمات مرافق إنزيمي مرتبط بقوة معه يسمى بايريدوكسال-٥-فوسفات Pyridoxal 5-phosphate. ويقوم هذا المرافق الإنزيمي باستقبال مجموعة أمينية من حامض أميني كي يصبح حاوي على هذه المجموعة Aminated (بايريدوكسامين - ٥ - فوسفات Pyridoxamine-5- phosphate) الذي يعطي مجموعة الأمين إلى حامض كيتو لإنتاج حامض أميني (شكل ١٢-١١). ويبدو أن كافة الأحماض الأمينية يمكن أن تتعرض إلى تفاعلات نقل مجموعة أمينية عدا البرولين والذي يسمى حامض إمينو Imino acid بدلاً من حامض أميني Amino acid، ذلك أن البرولين لايحوي مجموعة أمينية متاحة للنقل.



شكل (١٢-١١)

عملية نقل مجموعة أمينية بين حامض الجلوتاميك وحامض أوكسالواستيك

إن عملية نقل المجموعة الأمينية ذو دور كبير في بناء الأحماض الأمينية، ففي البداية لابد من القول بأنه بعد تكوين الجلوتامات بعملية تمثيل الأمونيا فإن النيتروجين بشكل مجموعة أمينية ينتقل إلى الاسبارتات بعملية نقل المجموعة الأمينية (شكل ١٢-١٢).

ج - مسار الاسبارتات Aspartate Pathway

يعد حامض الاسبارتيك البادىء لبناء عدد من الأحماض الأمينية كما هو موضح في الشكل (١٢-١٣). هذه التفاعلات تجري في البلاستيدات الخضر وهي موجهة بالضوء والتي يمكن وصفها على أنها بنائية ضوئية Photosynthetic. إن كافة الإنزيمات المسؤولة عن تلك التحولات موجودة في البلاستيدات الخضر، إلا أن عملية إضافة مجموعة الميثيل Methylation التي تتضمن تحول Homocysteine إلى Methionine قد وجد أنها تتم في السايتوبلازم. ويوضح الشكل (١٢-١) جانباً من تحولات حامض الاسبارتيك أيضاً. يسهل إنزيم Asparaginase بناء اسبارتات من الاسبارجين أيضاً. ويعد الاسباراجين مصدراً رئيسياً للاسبارتات في أوراق البقوليات النامية فضلاً عن الثمار والبذور.

$$\text{Asparagine} \xrightarrow[\text{Asparaginase}]{NH_3} \text{Aspartate}$$

وثمة حامض آخر وهو ألانين الذي ينشأ من عملية نقل مجموعة أمينية من جلوتامات إلى البايروفات (شكل ١٢-١٠). والحامض الأميني ألانين يمكن أن يمنح مجموعة أمينية إلى أوكسالوأسيتات لتكوين اسبارتات الذي يدخل المسار الخاص به ليكون مجموعة من الأحماض الأمينية كما ذُكر أعلاه (شكل ١٢-١٣).

$$\underset{\text{ألانين}}{\begin{matrix} CH_3 \\ | \\ HCNH_2 \\ | \\ COOH \end{matrix}} + \underset{\text{أوكسالو اسيتات}}{\begin{matrix} COOH \\ | \\ CH_2 \\ | \\ C=O \\ | \\ COOH \end{matrix}} \underset{\text{transaminase}}{\overset{\text{Alanine-Aspartic}}{\rightleftharpoons}} \underset{\text{البايروفات}}{\begin{matrix} CH_3 \\ | \\ C=O \\ | \\ COOH \end{matrix}} + \underset{\text{اسبارتات}}{\begin{matrix} COOH \\ | \\ CH_2 \\ | \\ HCNH_2 \\ | \\ COOH \end{matrix}}$$

جلوتامات + أوكسالوأسيتات ← ألفا- كيتوجلوتارات + أسبارتات

Glutamate + Oxaloacetate ⟶ α- Ketoglutarate + Aspartate

$$COOH-CH_2-CH_2-HCNH_2-COOH + COOH-CH_2-C{=}O-COOH \longrightarrow COOH-CH_2-CH_2-C{=}O-COOH + COOH-CH_2-HCNH_2-COOH$$

جلوتامات + بايروفات ← ألفا - كيتوجلوتارات + ألانين

Glutamate + Pyruvate ⟶ α- Ketoglutarate + Alanine

$$COOH-CH_2-CH_2-HCNH_2-COOH + CH_3-C{=}O-COOH \longrightarrow COOH-CH_2-CH_2-C{=}O-COOH + CH_3-HCNH_2-COOH$$

شكل (١٢-١٢)

تفاعلات نقل المجموعة الأمينية من حامض أميني إلى حامض عضوي لبناء حامض أميني وحامض عضوي

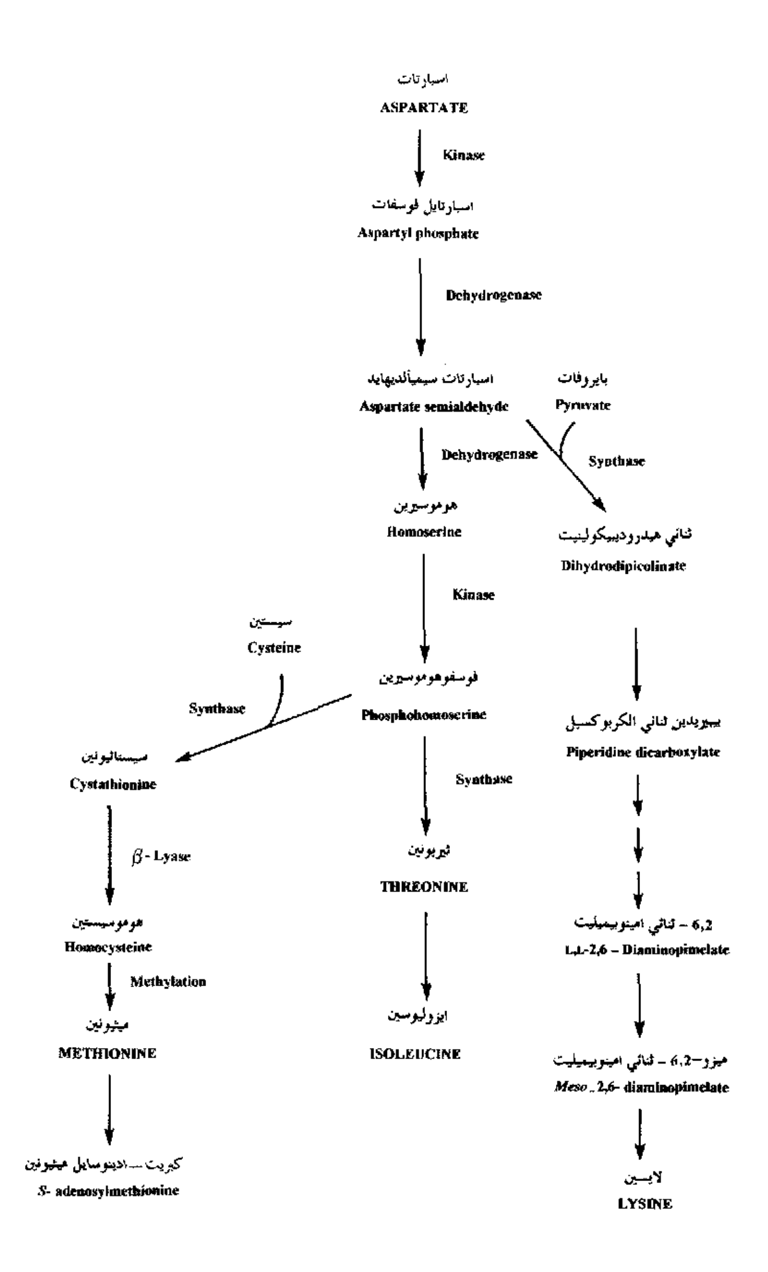
د - مسارات التنفس الضوئي Photorespiration Pathways

لقد نوقشت هذه المسارات في الفصل التاسع حيث تُبنى بعض الأحماض الأمينية مثل جلايسين وسيرين في بعض العضيات الخلوية مثل بيروكسيسومات والمايتوكوندريا.

هـ - بناء فالين وليوسين Synthesis of Valine and Leucine

تمنح البايروفات واستل المرافق الإنزيمي أ الهيكل الكربوني لهذين الحامضين الأمينيين المتفرعين (شكل ١٢-٢)، وبالرغم من تشابه ايزوليوسين وليوسين إلا أن الأول ينشأ من الاسبارتات. والأحماض الأمينية الثلاثة توضع سوية في الغالب ليس بسبب

تشابهها التركيبي لكن تجمعها المسارات الحيوية والإنزيمات اللازمة لبناءها. فالإنزيمات التي تحول ألفا-كيتوبيوتيريت α-ketobutyrate إلى ايزوليوسين Isoleucine تحول كذلك البايروفات إلى الفالين في مسار موازي غير مشترك بالمركبات الوسطية (شكل ١٢-١٤). ومفترق الطرق في مسار الفالين هو α-ketoisovalerate الذي يماثل α-ketobutyrate في مسار ايزوليوسين. والمركب الأول ينقل المجموعة الأمينية لتكوين فالين، أو أنه يتكاثف مع مجموعة ميثايل استل المرافق الإنزيمي أ لإعطاء Isopropylmalate والذي يتحول إلى شبيه له مع إزالة كربون لتكوين α-ketoisocaproate. وبعد ذلك تحدث عملية نقل مجموعة أمينية لتكوين ليوسين. ومن الجدير بالذكر بأن هذه المسارات تحدث في البلاستيدات الخضر كما ثبت في تجارب على بلاستيدات خضر معزولة.

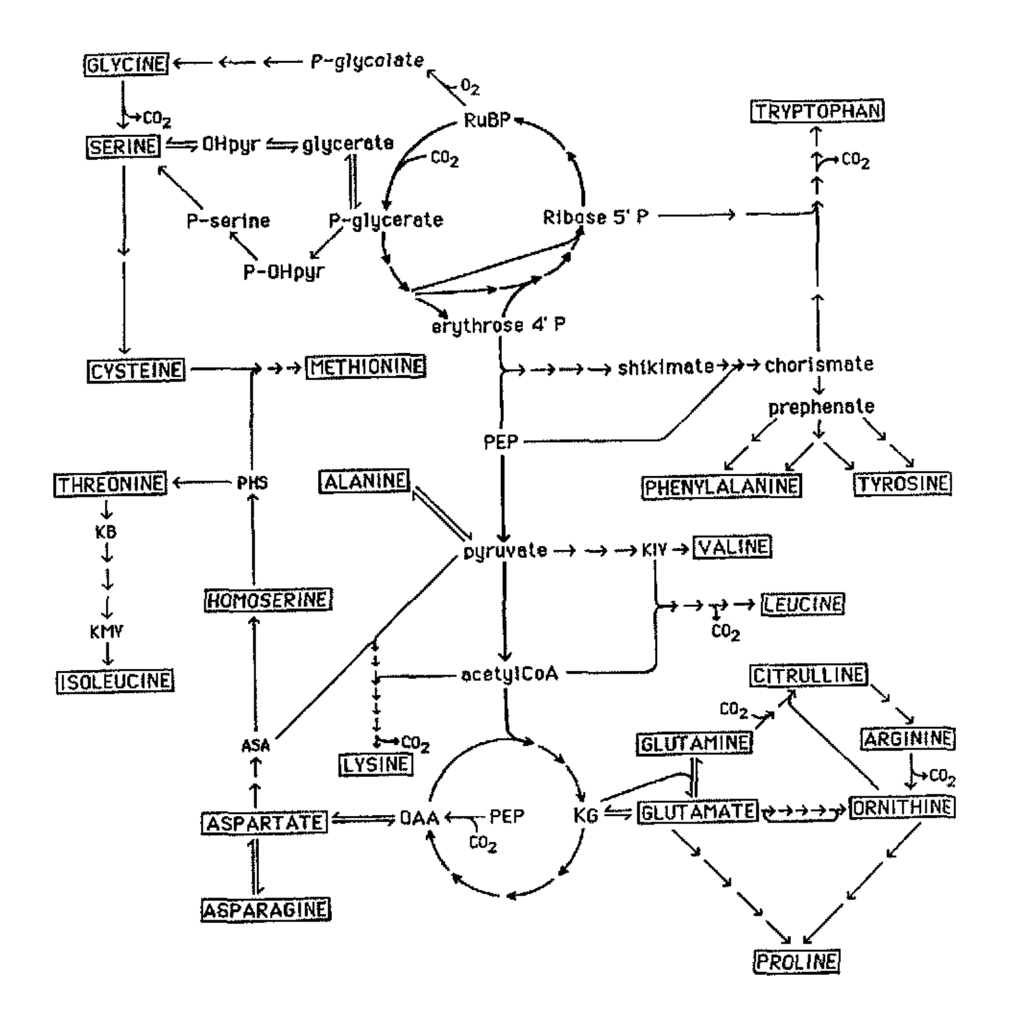


شكل (١٢-١٣)

المسارات الحيوية لبناء بعض الأحماض الأمينية من الاسبارتات. أهم الإنزيمات التي تسهل تلك التفاعلات:

١- Aspartate kinase ٢- Aspartate semialdehyde dehydrogenase

٣- Dihydrodipicolinate synthas



شكل (١٢-١٤)

تدفق الكربون في عملية البناء الحيوي للأحماض الأمينية من مصادره الأساسية

KIV : Ketoisovalerate KB : Ketobutyrate

KMV : Ketomethylvalerate ASA : Aspartate semialdehyde

(Dennis and Turpin, 1993) Addison Wesley Longman Limited: بموافقة الناشر

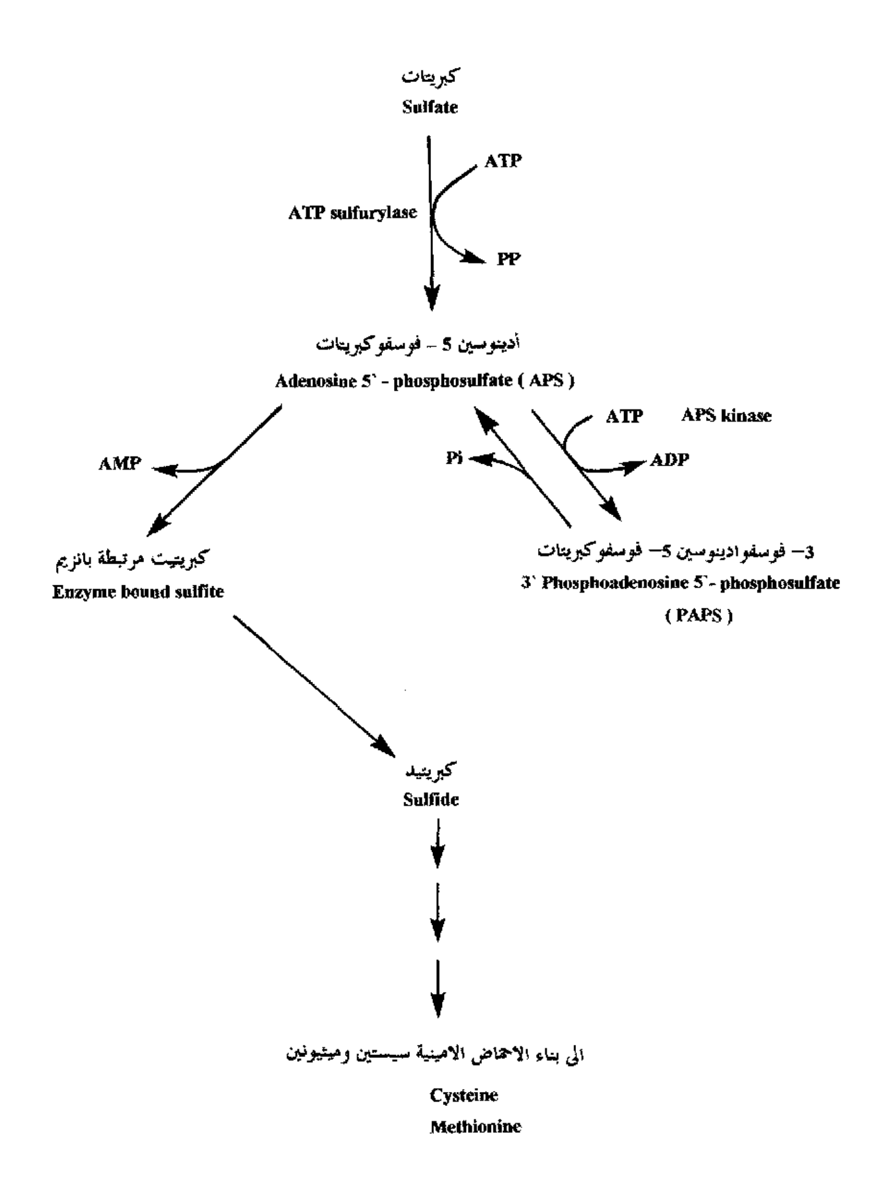
و - بناء الأحماض الأمينية الحاوية على الكبريت Synthesis of Sulfur Amino Acids

لابد من حدوث عملية اختزال للكبريتات الممتصة من قبل النبات قبل دخول الكبريت في تركيب المركبات العضوية. وتشمل تلك العملية تكوين عدد من مركبات وسطية حاوية على الكبريت حتى يتسنى للكبريت الدخول في تركيب الأحماض الأمينية. وتعد البلاستيدات الخضر موقع تلك التفاعلات الاختزالية، لكن بلاستيدات غمد الحزمة في نباتات رباعية الكربون C_4 plants هي الموقع الخاص باختزال الكبريتات. ويوضح الشكل (١٢-١٥) التفاعلات الخاصة بتنشيط الكبريتات حتى يمكنها الدخول في تركيب الأحماض الأمينية. وتوضح تلك التفاعلات أن الكبريتيد S^{2-} هو الشكل النشط للكبريت والذي بمقدوره الدخول في تفاعلات تنتهي بتكوين سيستين وميثيونين. وفي الحقيقة بأن هناك مساران لبناء الميثيونين ومسار واحد لبناء السيستين (شكل ١٢-١٦). ومن الجدير بالملاحظة أن التفاعلات الحيوية التي تنتهي بتكوين مادة Cystathionine تجري في البلاستيدات الخضر لكن التفاعلات اللاحقة لبناء الميثيونين تجري في المايتوكوندريا.

ز - بناء أرجينين وبرولين وجلوتامين Synthesis of Arginine, Proline and Glutamine

يرتبط بناء هذه الأحماض الأمينية بأيض الجلوتامات وبالتالي فهي ذات مسارات أيضية مشتركة. وفي عملية بناء أرجينين لابد للجلوتامات أن تتحول إلى حامض أميني غير بروتيني يسمى أورنثين Ornithine بواسطة سلسلة من تفاعلات تحدث في البلاستيدات الخضر (شكل ١٢-١٧). بعد ذلك تجري سلسلة من تفاعلات تنتهي بتكوين أرجينين. وأن الأورنثين من المركبات البادئة لبناء البرولين وذلك من خلال التفاعلات الموضحة في شكل (١٢-١٨).

وهذه التفاعلات هي الأخرى تجري في البلاستيدات الخضر حيث تحصل على القوة الاختزالية من تفاعلات الضوء. لكن هناك مسار رئيسي آخر تحدث في السايتوبلازم لبناء البرولين يكون فيه حامض الجلوتاميك هو البادىء ويحتاج هذا المسار إلى طاقة وقوة اختزالية (ATP و NADPH) التي يمكن الحصول عليهما من تفاعلات الضوء حيث تعبر إلى السايتوبلازم عبر تراكيب خاصة في أغشية البلاستيدات الخضر (شكل ١٢-١٩).



شكل (١٢-١٥)

تفاعلات تنشيط الكبريت لتسهيل دخولها الأحماض الأمينية

وكما سبق ذكره فإن بناء الجلوتامين يتم من تفاعل الأمونيا بوجود حامض الجلوتاميك (شكل ١٢-١).

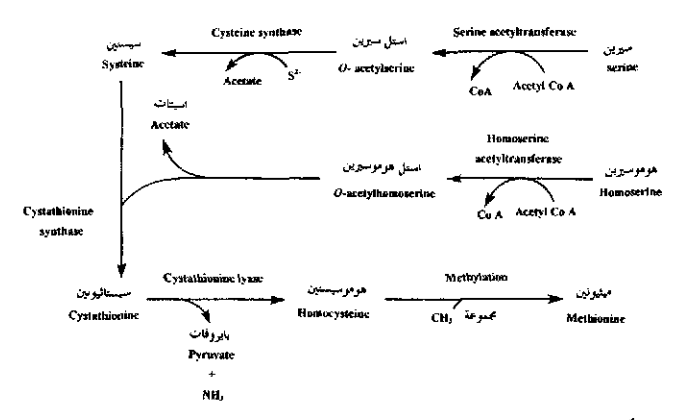
ح - بناء الأحماض الأمينية الآروماتية Synthesis of Aromatic Amino Acids

إن مسار البناء الحيوي لثلاث من الأحماض الأمينية العطرية (الآروماتية) فينايل ألانين وتايروسين وتربتوفان معقد وذو تفاعلات طويلة. ويوضح الشكل (١٢-٢٠) مخططاً مختصراً لتلك التفاعلات. ويعد اريثروز-٤-فوسفات (من المركبات الوسطية لمسار

فوسفار السكر الخماسي) و PEP (من التحلل السكري) من المركبات الأساسية البادئة لتلك التفاعلات والتي يُطلق عليها أيضاً مسار حامض شيكيميك Shikimic acid pathway. وتحدث تلك التفاعلات في السايتوبلازم إلى أن هناك أدلة على حدوثها في عضيات أخرى مثل البلاستيدات الخضر.

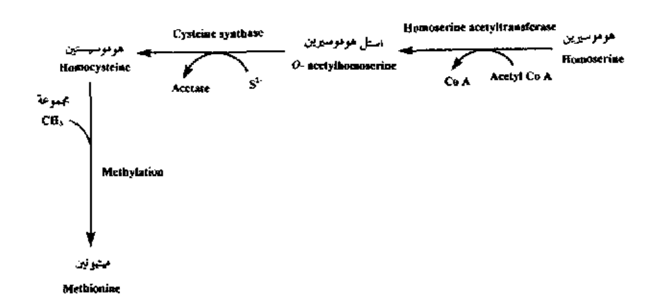
أ- نقل كبريت

Transsulfurylation



ب- كبرتة مباشرة

Direct sulfurylation

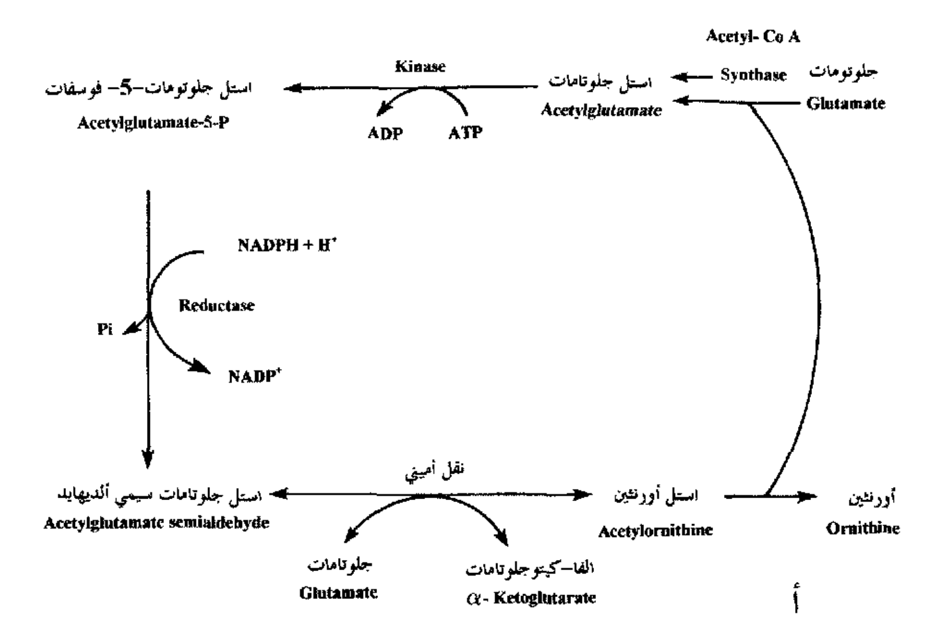


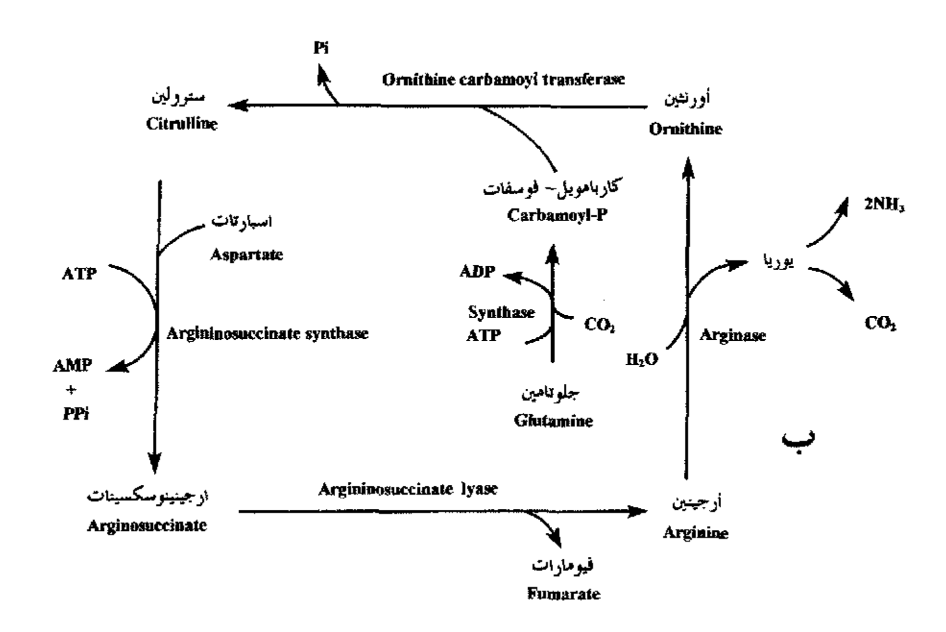
شكل (١٢-١٦)

مسارات للبناء الحيوي للميثيونين.

نقل كبريت (أ) كبرته مباشرة (ب) الإنزيمات المشتركة بالتفاعلات

(1) Serine acetyltransferase
(2) Cysteine synthase
(3) Cystathionine synthase
(4) Cystathionine lyase
(5) Methylation
(6) Homoserine acetyltransferase

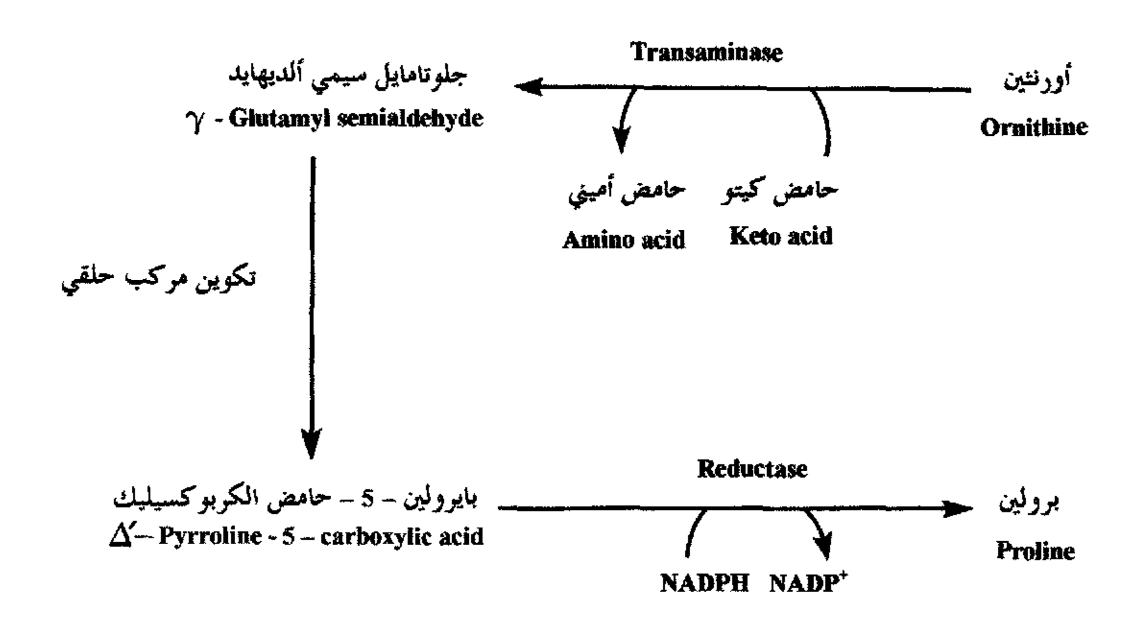




شكل (١٢-١٧)

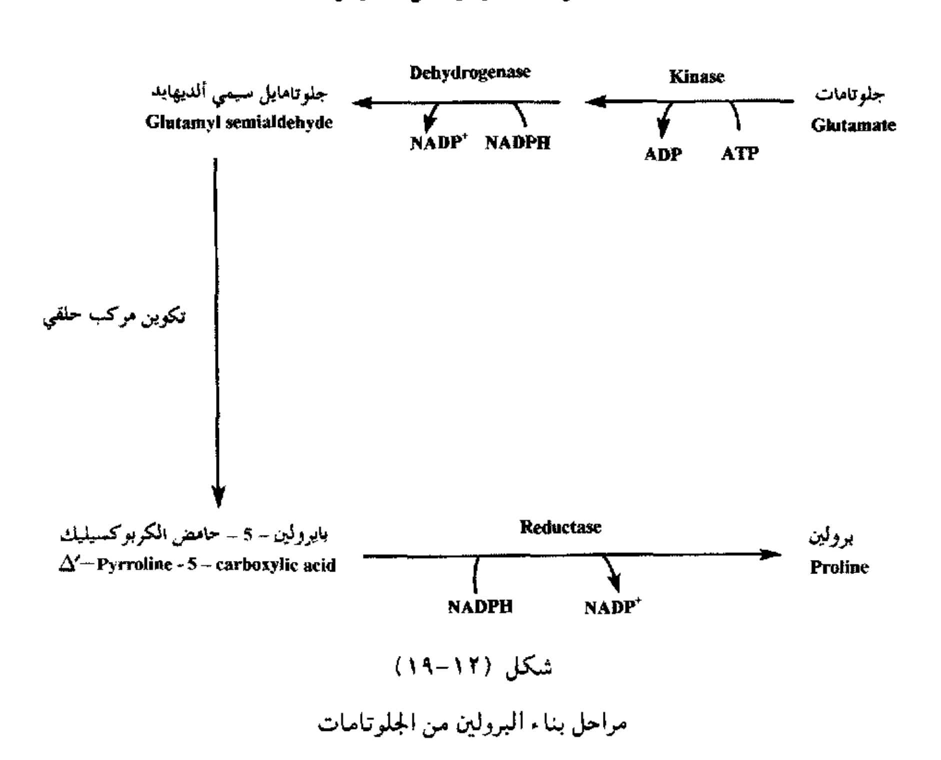
(أ) مراحل بناء الأورنثين

(ب) مراحل بناء الأرجينين



شكل (١٢-١٨)

مراحل بناء البرولين من الاورنثين

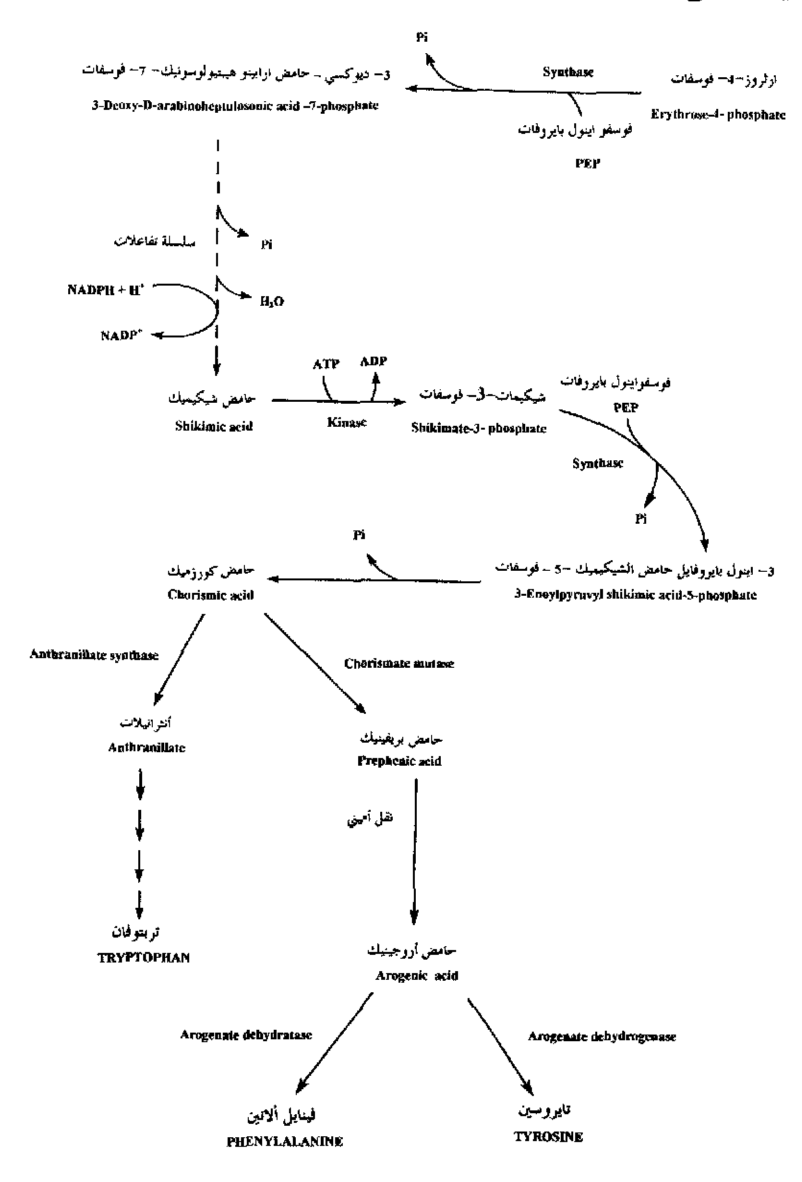


شكل (١٢-١٩)

مراحل بناء البرولين من الجلوتامات

ط - بناء هيستيدين Synthesis of Histidine

يعد سكر رايبوز-٥-فوسفات المركب الابتدائي الرئيسي لبناء الحامض الأميني هيستيدين. وهناك بعض الدلائل التي تؤكد أن ATP قد يكون له دور في هذه العملية خصوصاً وأن سكر الرايبوز من مكونات ذلك المركب الرئيسية. وقد استندت هذه الدلائل على دراسات أجريت على كائنات دقيقة.



شكل (١٢-٢٠)

مراحل بناء الأحماض الأمينية الآروماتية

علاقة عملية البناء الضوئي بأيض الأحماض الأمينية

Relations of Photosynthesis with the Metabolism of Amino Acids

مما لاشك فيه أن عملية البناء الضوئي عملية أساسية لبناء مركبات عضوية مهمة مثل الكربوهيدرات على اختلاف أنواعها. إلا أن هذه العملية أساسية أيضاً لبناء مركبات أخرى مثل الأحماض الأمينية والدهون، ذلك أن ATP و NADPH المتكونة في تفاعلات الضوء تفيد في تلك العمليات. وفيما يلي بعض الأدلة على أهمية عملية البناءالضوئي في أيض الأحماض الأمينية:

١- تختزل النتريتات Nitrites (NO_2^-) بواسطة البلاستيدات الخضر في تفاعلات الضوء لتشكيل الجلوتامات والجلوتامين.

٢- الإنزيمات الرئيسية في أيض النيتروجين إنما توجد في البلاستيدات الخضر ومن تلك الإنزيمات:

Nitrite reductase

Glutamine synthetase

Glutamate synthase

Aspartate: 2-oxoglutarate aminotransferase

٣- يتضمن مسار التنفس الضوئي Photorespiration بناء جلايسين عن طريق نقل مجموعة أمينية Transamination لجلايوكسليت Glyoxylate. وأن الأمونيا المتحررة بعد تحول الجلايسين إلى سيرين يعاد تمثيلها في البلاستيدات الخضر بمعدل عشرة مرات أسرع من تمثيل النترات.

٤- في النباتات رباعية الكربون فإن الاسبارتات وألانين والجلوتامات تكون مشمولة في نقل المركبات الأيضية بين غمد الحزمة والنسيج المتوسط أثناء عملية البناء الضوئي رباعية الكربون (شكل ٩-١٠).

٥- تقوم البلاستيدات الخضر بتحويل الاسبارتات إلى لايسين وثيريونين Threonine وايزوليوسين فضلاً عن هوموسيستين Homocysteine في التفاعلات المعتمدة على الضوء. كما أن البلاستيدات الخضر تمتلك القدرة لتحويل حامض البايروفيك إلى بعض الأحماض الأمينية مثل ليوسين وايزوليوسين وفالين.

٦- تقوم البلاستيدات الخضر باختزال الكبريتات إلى سيستين Cysteine، فضلاً عن أن الإنزيمات المشمولة في ذلك المسار قد وجدت في هذه العضيات.

٧- إن بعض البروتينات مثل الوحدة الثانوية الكبيرة لإنزيم Rubisco ووحدات إنزيم ATP synthetase وبعض السايتوكرومات تُشفر بواسطة DNA الخاص بالبلاستيدات الخضر.

اليوريدات Ureides

وهي مركبات نيتروجينية تستعمل لنقل النيتروجين في مختلف النباتات والتي تشمل البقوليات. ومن أمثال تلك المركبات Citrulline و Allantoin و Allantoic acid (شكل ١٢-٢١أ). تُبنى اليوريدات عن طريق أكسدة البيورينات المشتقة من جلوتامين وجلايسين والاسبارتات ورايبوز-٥-فوسفات. ويوضح الشكل (١٢-٢١ب) بناء Allantoin و Allantoic acid من البيورين (زانثين Xanthine). وتجري عملية بناء Allantoinفي البيروكسيسومات من حامض اليوريك Uric acid، بينما يُبنى Allantoic acid من Allantoin في الشبكة الإندوبلازمية. أما بناء Citrulline فيكون من الحامض الأميني أورنثين Ornithine، لكن لم يحدد موقع البناء في الخلية. وتتحرك اليوريدات إلى الخشب لنقلها إلى المجموع الخضري والتي تتحول بسرعة بوساطة إنزيم Amidohydrolase حيث تتحرر الأمونيا لتدخل في تفاعلات تمثيلية لبناء مركبات مهمة مثل الأحماض الأمينية.

بناء الببتيدات Biosynthesis of Peptides

وهي سلسلة من أحماض أمينية مرتبطة سوية بروابط تسمى روابط ببتيدية Peptide linkages والتي تتشكل بين مجموعتي ألفا- أمينو وألفا -كربوكسيل للحامضين الأمينيين المتجاورين.

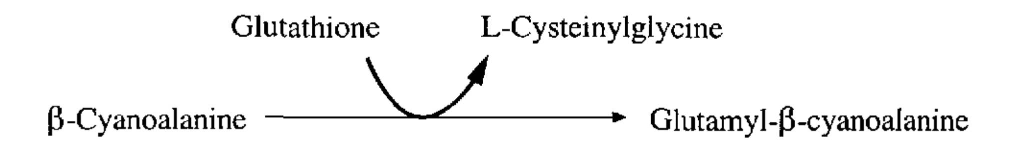
والمركبات من هذا النوع ذات وزن جزيئي أقل من ٦٠٠٠ دالتون تدعى بالببتيدات. ومن أهم الببتيدات الشائعة في النباتات الراقية جلوتاثيون Glutathione وببتيدات جلوتامايل Glutamyl peptides وببتيدات جلايسايل Glycyl peptides وغيرها.

ويُبنى جلوتاثيون بخطوتين:

$$\text{L-Glutamate} + \text{L-Cysteine} + \text{ATP} \longrightarrow \text{Glutamylcysteine} + \text{ADP} + \text{Pi}$$

$$\text{Glutamylcysteine} + \text{Glycine} + \text{ATP} \longrightarrow \text{Glutathione} + \text{ADP} + \text{Pi}$$

ويعد جلوتاثيون مصدراً للجلوتامات لبناء Glutamyl-β-cyanoalanine بوجود إنزيم Glutamyl transferase في بادرات *Vicia sativa*.



أ

سترولين
Citrulline

ألونتوين
Allantoin

حامض ألانتويك
Allantoic acid

ب

زانثين
Xanthine

حامض اليوريك
Uric acid

ألونتوين
Allantoin

حامض ألانتويك
Allantoic acid

Xanthine

Xanthine dehydrogenase

NAD^+

$NADH+H^+$

Uric acid

CO_2

H_2O_2

O_2

$2H_2O$

Uricase

Allantoin

H_2O

Allantoinase

Allantoic acid

شكل (١٢-٢١)

أ - اليوريدات Ureides

ب - مراحل بناء اليوريدات من البيورين (زانثين)

بناء وتحلل البروتينات Synthesis and Degradation of Proteins

مما هو معروف بأن المورث (الجين) ماهو إلا جزء من حامض DNA، وهو بمثابة تعليمات لصنع بروتينات خاصة. لكن المورث لايقوم بذلك مباشرة، حيث أن الجسر الذي يربط المعلومات الوراثية وبناء البروتين ماهو إلا RNA. وكما ذُكر سابقاً بأن تعبير المورث يتضمن عمليات متعاقبة تبدأ بعمل نسخة من شفرة DNA المسؤولة عن تشفير بروتين معين وهذه النسخة تكون بشكل mRNA الذي يرتبط بالرايبوسوم وبعدها تبدأ عملية بناء البروتين.

DNA ⟵نسخ⟶ mRNA ⟵ترجمة⟶ بروتين

ومما هو مألوف بأن يوصف سيل المعلومات من المورث إلى البروتين بمفردات لغوية ذلك أن للأحماض النووية والبروتينات تعاقبات خاصة من وحدات مفردة Monomers تشبه تعاقبات حروف أية لغة لتسهيل تبادل الأفكار والمعلومات. وهذا يعني أن تعاقبات النيكليوتيدات في DNA تُترجم بواسطة mRNA بشكل تعاقبات معينة من أحماض أمينية لتكوين بروتين ذو خصائص معينة. والمورثات عبارة عن مئات أو آلاف من نيكليوتيدات، ولكل مورث (جين) تعاقبات من القواعد النيتروجينية بينما البروتين يُشكِّل وحدات من أحماض أمينية مرتبة بشكل خاص. وتتضمن عملية النسخ بناء RNA بتوجيه من DNA، وللأحماض النووية DNAs و RNAs اللغة نفسها، حيث أن المعلومات تُنسخ من DNA الذي يمثل قالب Template لغرض تجميع تعاقبات معينة من نيكليوتيدات RNA، وهذا يمثل ناسخ لتعليمات بناء البروتين. وهذا النوع من RNA يدعى mRNA. وهناك أنواع أخرى من RNA يقوم DNA بالإشراف على نسخها كما سبق ذكره. وبعد انتقال mRNA إلى السايتوبلازم عبر فتحات كبيرة في الغلاف النووي تجري أحداث بناء البروتين. والخطوة الأولى هي ارتباط وحدة الرايبوسوم الصغيرة Small ribosomal subunit مع mRNA في موقع بالقرب من شفرة البداية Start codon (AUG). ويقوم بعدها tRNA البادىء Initiator الحامل للحامض الأميني ميثيونين بالازدواج مع هذه الشفرة. وترتبط وحدة رايبوسوم كبيرة مع الوحدة الصغيرة تبدأ حينها عملية الترجمة. وهذه المرحلة عبارة عن تكوين عديد البيبتيد ذلك أن عملية الترجمة لتعاقبات نيكليوتيدات mRNA تتحرك بالاتجاه '5 ← '3 مسهلة اتصال tRNA من جهة مضاد الشفرة Anticodon loop بالشفرة المحمولة على mRNA (شكل ١٢-٢٢). ويرتبط tRNA البادىء في موقع خاص P (عديد البيبتيد) وفي ذلك الوقت يرتبط معقد الحامض الأميني - tRNA في الموقع A (حامض أميني) وبعدها يرتبط عديد البيبتيد مع الحامض الأميني ويغادر tRNA الموقع P. يتحرك mRNA مع tRNA الحامل لعديد البيبتيد

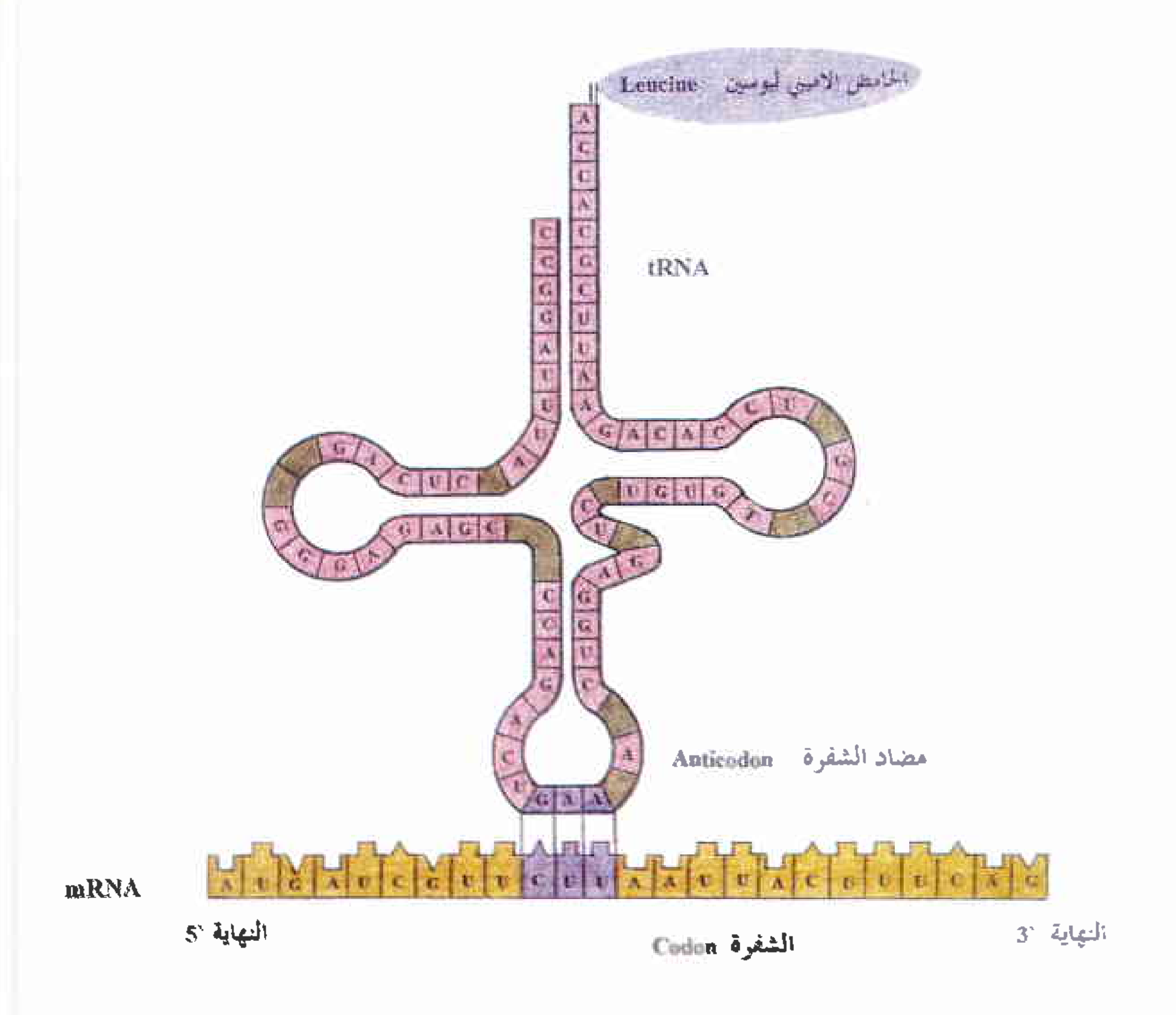
من الموقع A إلى الموقع P الفارغ. وهذا يوحي بأن الرايبوسوم هو الذي يتحرك للأمام بمقدار ٣ نيكليوتيدات حيث شفرة جديدة قد احتلت الموقع A (شكل ١٢-٢٣). وفي الخطوة الأخيرة تتم عملية إنهاء بناء سلسلة عديد الببتيدات عند شفرة الإيقاف Stop codon والتي لاتُشفر أي حامض أميني. وينفصل بعدها عديد الببتيد إنزيمياً من آخر tRNA كما يغادر الرايبوسوم. ويتشتت الرايبوسوم إلى وحدتيه (شكل ١٢-٢٤). ولعل تفاصيل عمليات بناء البروتين وتعبير المورثات يمكن متابعتها بالتفصيل في المراجع المتخصصة (De Robertis and De Robertis, 1987).

أما عملية تحلل البروتين فهي جزء مهم من عملية أيض البروتين، حيث تعرف عملية استقلاب (تحول) البروتين Protein turnover بأنها حركة الأحماض الأمينية من بروتين موجود أصلاً إلى بروتين يُبنى من جديد. وهذا يعني أن عمليات البناء والتحلل مهمة في هذه العملية. وقد وجدت إنزيمات تحلل البروتين Proteolytic enzymes مثل Proteases، التي تشمل أنواع كثيرة، في الفجوات والسايتوبلازم فضلاً عن البلاستيدات الخضر. وقد عُزلت تلك الإنزيمات من أنسجة البذور النابتة والأوراق مكتملة النمو والثمار. ويمكن أن يتحلل البروتين طبيعياً حيث أن مدة بقاء Lifetime معظم البروتينات أقل من تلك التي للخلية ذاتها وبالتالي لابد من تحللها وإعادة بناءها. وبالرغم من أن معدل استقلاب البروتين يمكن أن يتغير خلال فترات الحاجة إلى الأحماض الأمينية وذلك بتغير معدل التحلل إلى معدل البناء وبالتالي تتحول البروتينات الأقل أهمية إلى بروتينات ضرورية.

وتشمل إنزيمات Proteases نوعين رئيسيين هما:

١- Endopeptidases (تحلل روابط الببتيد الداخلية لتوليد قطع من ببتيدات مختلفة).

٢- Exopeptidases (تحلل روابط ببتيدية من النهايات الكربوكسيلية Carboxypeptidase أو النهايات الأمينية Aminopeptidases لتحرير أحماض أمينية حرة. ومن الجدير بالملاحظة أن البروتينات تختلف لدرجة كبيرة في معدل تحللها داخلياً. وهذا يسمح بوجود بروتينات مختلفة في العضية الواحدة ذات فترات بقاء تتراوح بين دقائق وعدة أيام. وهذا السؤال الذي يفرض نفسه حول كيفية أن تقوم الأنظمة الإنزيمية المحللة للبروتين في عضية منفردة بتشخيص وتحلل البروتينات بمعدلات متباينة. وفي الحقيقة بأن الغموض يكتنف الآلية التشخيصية هذه بيد أن هناك عدد من العوامل المشتركة والتي تشمل الخصائص الفيزيوكيميائية المتأصلة بالبروتين المراد تحلله، وبناء إنزيمات Proteases بالمسار الجديد De novo synthesis أو تنشيطها فضلاً عن تغيير التوزيع للإنزيم أو مادة التفاعل.

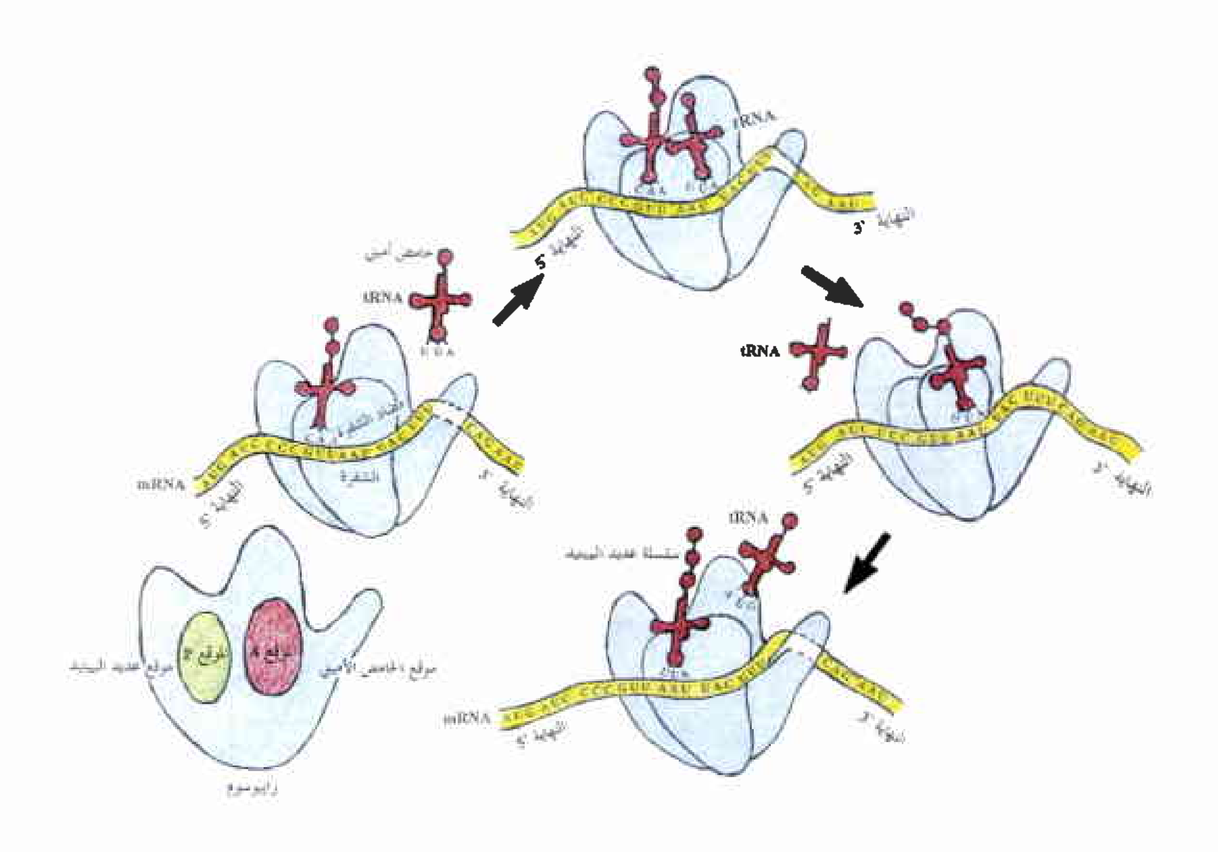


شكل (١٢-٢٢)

اتصال t-RNA من جهة مضاد الشفرة Anticodon loop بالشفرة المحمولة على mRNA

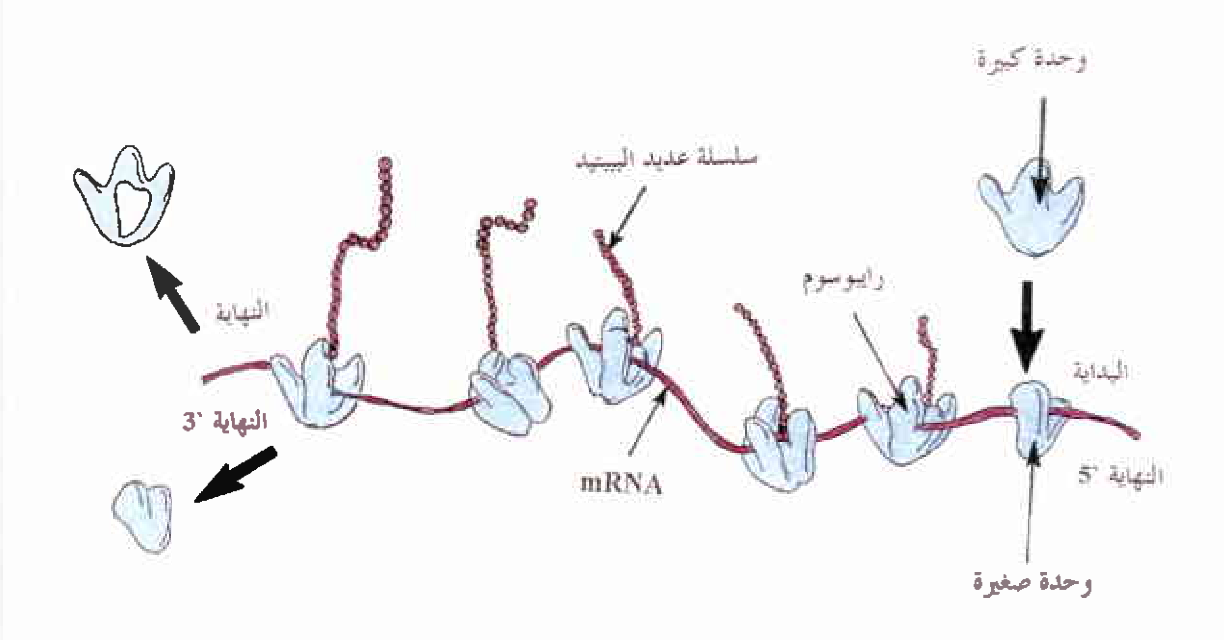
ويكون اتجاه الترجمة من 3' ⟵ 5'.

(Mader, 1998)



شكل (١٢-٢٣)

مخطط يوضح كيفية حدوث عملية الترجمة وحركة m RNA
مع tRNA الحامل لعديد الببتيد من الموقع A إلى الموقع P
(Mader, 1998)



شكل (١٢-٢٤)

التحام وحدتي الرايبوسوم وحركة الرايبوسوم على طول mRNA لإنجاز عملية الترجمة وتشتت الرايبوسوم بعد إنجاز العملية

(Mader, 1998)

الفصل الثالث عشر

أيض الدهون
Lipid Metabolism

تشمل الدهون مجموعة من المركبات الكيميائية ذات خصائص معينة مثل ذوبانها في المذيبات العضوية وعدم ذوبانها في الماء، ويمكن استخلاصها بشكل خليط معقد من كافة الأنسجة النباتية الحية بواسطة الكحول والإيثر. وتتضمن الدهون المركبات الكيميائية الآتية:

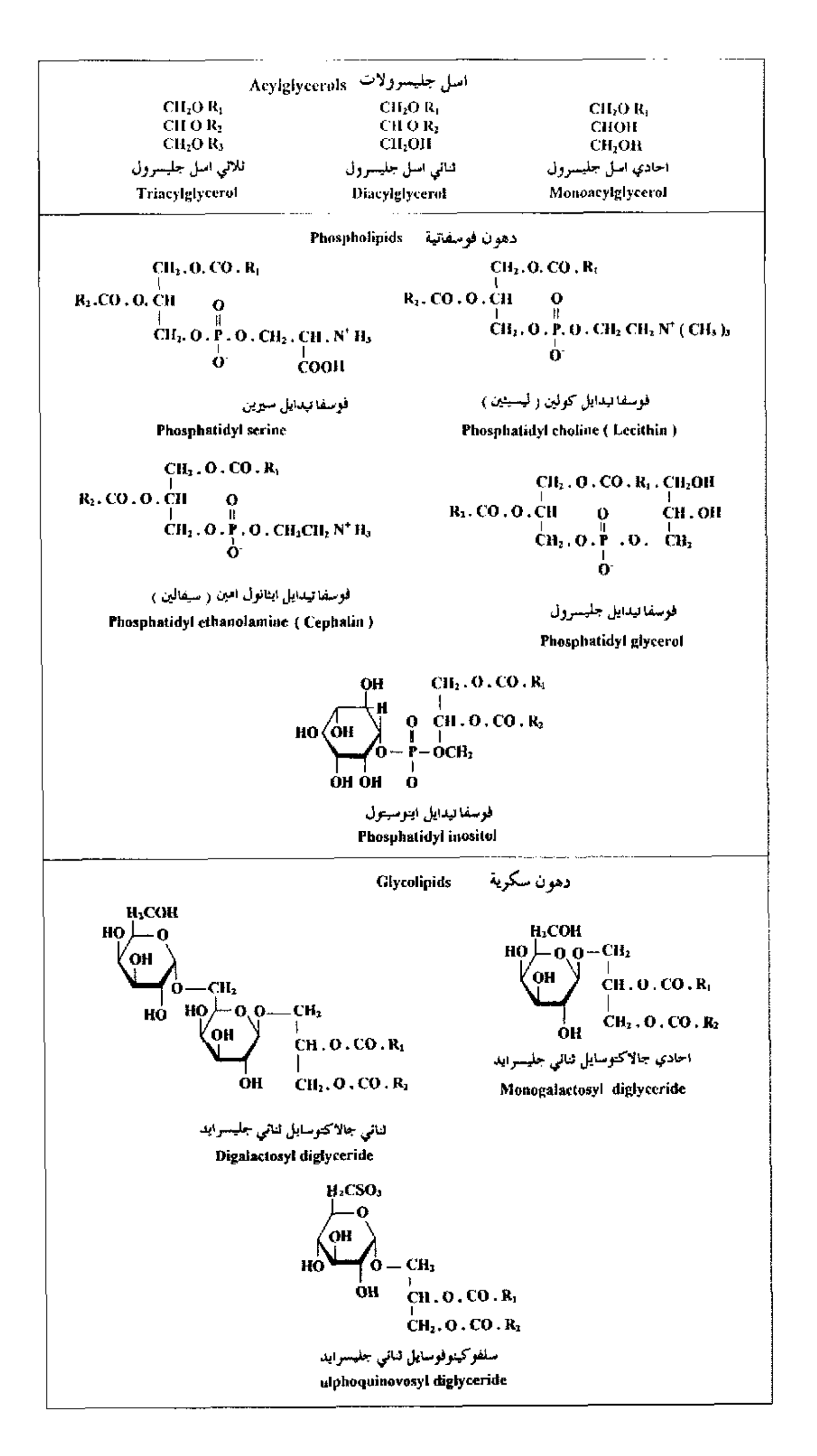
١- الشحوم Fats
٢- الدهون الفوسفاتية Phospholipids
٣- الدهون السكرية Glycolipids
٤- الستيرولات Sterols
٥- الشموع Waxes والكيوتين Cutin والسيوبرين Suberin.
٦- مركبات دهنية أخرى مثل مركبات الحماية Phytoalexins وجاذبات الحشرات وغيرها.

ويوضح الشكل (١٣-١) الدهون الرئيسية في النبات.

١- الشحوم Fats

تعد هذه المواد من أولى المركبات المشتقة من المركبات الوسطية للأكسدة الأحيائية. ومن الناحية الكيميائية فإن الشحوم عبارة عن استرات متكونة من تفاعل جليسرول وأحماض دهنية.

جليسرول + ٣ جزيئات من حامض دهني ⟵ شحم + ماء



شكل (١٣-١)

المواد الدهنية الرئيسية في النبات

$$
\begin{array}{l}
HO - CH_2 \\
\quad | \\
HO - CH \quad + \; 3(CH_3[CH_2]_n - COOH) \longrightarrow 3H_2O \; + \\
\quad | \\
HO - CH_2
\end{array}
$$

Fatty acids ٣ جزيئات من أحماض دهنية

Glycerol

جليسرول

$$
\begin{array}{l}
CH_3[CH_2]_n - \overset{O}{\overset{\|}{C}} - O - CH_2 \\
\qquad\qquad\qquad\qquad\quad | \\
CH_3[CH_2]_n - \overset{O}{\overset{\|}{C}} - O - CH \\
\qquad\qquad\qquad\qquad\quad | \\
CH_3[CH_2]_n - \overset{O}{\overset{\|}{C}} - O - CH_2
\end{array}
$$

Triglyceride

دهن

ويمكن ملاحظة أن كافة مجاميع الهيدروكسيل في الجليسرول يمكن أن تكون رابطة إستر مع الأحماض الدهنية ويتكون نتيجة لذلك مركبات ثلاثي الجليسرايد Triglycerides (ثلاثي اسل جليسرول Triacyl glycerol)والتي تعرف بالدهون المتعادلة Neutral fats. وهناك أعداد مختلفة من الأحماض الدهنية الشائعة في النباتات الراقية والتي تساهم في بناء المركبات الدهنية (جدول ١٣-١).

وتعد الشحوم والزيوت من مواد التخزين الضرورية لتوفير الطاقة للعمليات الحيوية ذلك أن النشا والسكروز ليسا الوحيدين في هذا المجال بل أن نباتات عديدة مثل فول الصويا Soybean وتباع الشمس Sunflower والفول السوداني Peanut والقطن Cotton أمثلة لنباتات تختزن الزيوت في البذور. وثمة نباتات أخرى مثل الزيتون Olive والأفوكادو Avocado تختزن الزيوت في ثمارها. وتمثل هذه المركبات أشكالاً للكربون المختزل لدرجة أكبر مما في المركبات الكربوهيدراتية، بحيث أن أكسدة تامة لـ ١ جرام من الدهون أو الزيوت تعطي طاقة كبيرة بشكل ATP (أكثر من ضعفين) مقارنة مع تلك الناتجة من أكسدة ١ جم من النشا. وبالتالي فإن البناء الحيوي للدهون والزيوت والمواد الشبيهة مثل الدهون الفوسفاتية في الأغشية إنما تعني استثماراً كبيراً للطاقة الحيوية.

جدول (١٣-١)

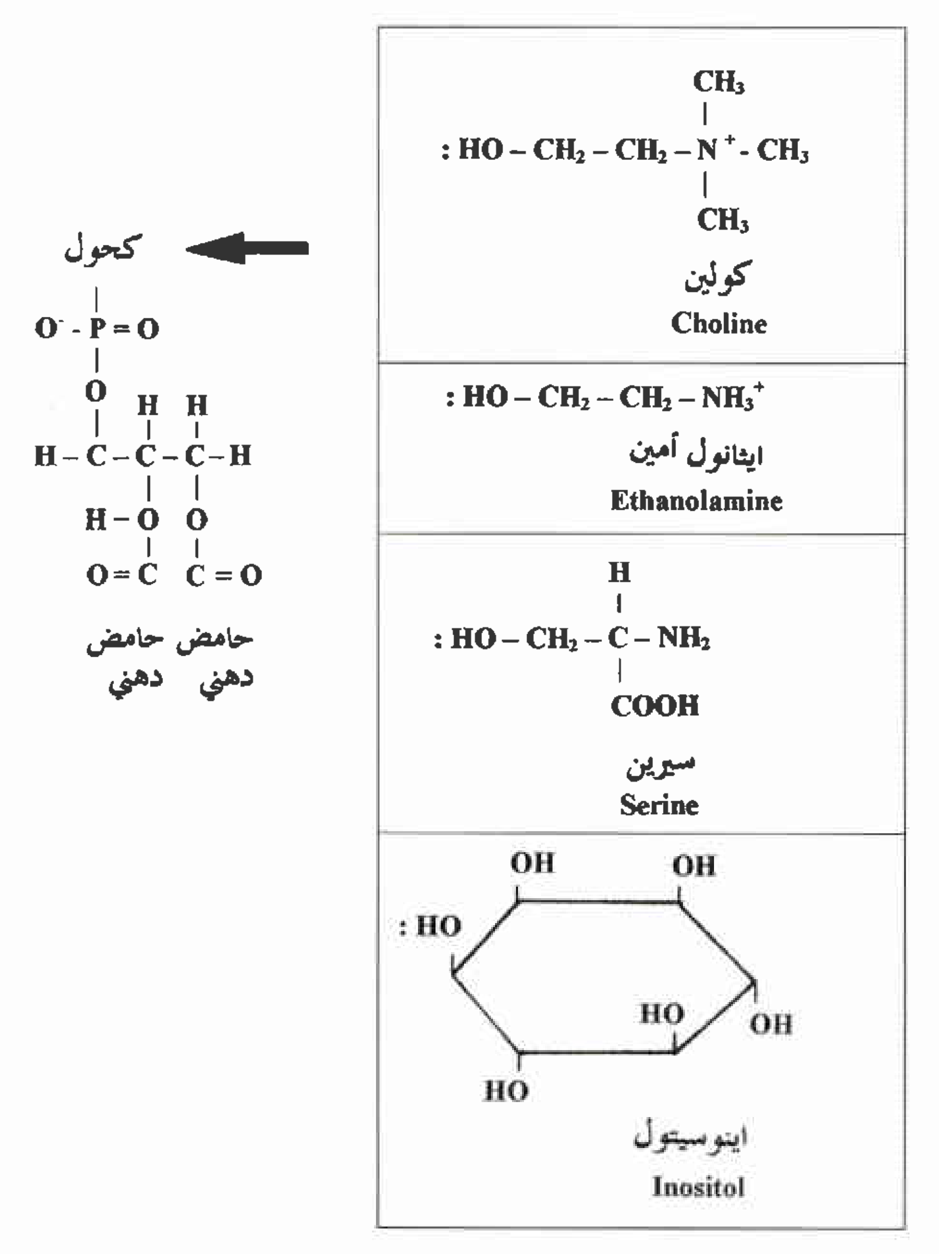
الأحماض الدهنية الشائعة في النباتات الراقية

الأسم		التركيب الكيمياوي
الأحماض الدهنية المشبعة		
حامض لاوريك	Lauric acid (12 : 0)	$CH_3(CH_2)_{10}COOH$
حامض ميريستك	Myristic acid (14 : 0)	$CH_3(CH_2)_{12}COOH$
حامض بالميتيك	Palmitic acid (16 : 0)	$CH_3(CH_2)_{14}COOH$
حامض ستياريك	Stearic acid (18 : 0)	$CH_3(CH_2)_{16}COOH$
الأحماض الدهنية غير المشبعة		
حامض اوليك	Oleic acid (18 : 1)	$CH_3(CH_2)_7CH=CH(CH_2)_7COOH$
حامض لينوليك	Linoleic acid (18 : 2)	$CH_3(CH_2)_4CH=CH-CH_2-CH=CH(CH_2)_7COOH$
حامض لينولينيك	Linolenic acid (18 : 3)	$CH_3CH_2CH=CH-CH_2-CH=CH-CH_2-CH=CH-(CH_2)_7COOH$
حامض أراكيدونيك	Arachidonic acid (20 : 4)	$CH_3(CH_2)_3(CH_2-CH=CH)_4(CH_2)_3COOH$

٢- الدهون الفوسفاتية Phospholipids

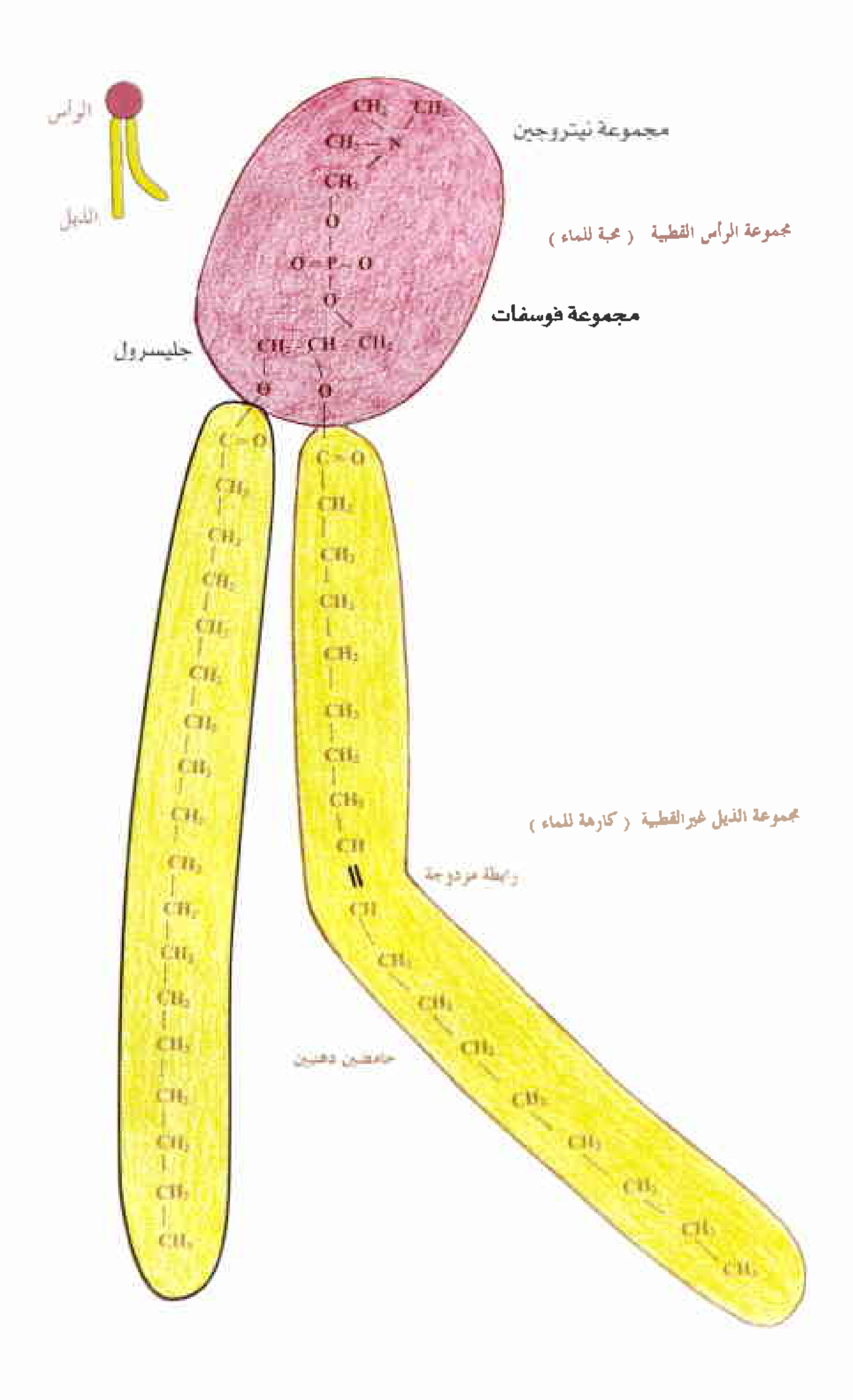
تتركب الدهون الفوسفاتية من حامضين دهنيين متصلين مع جزيء جليسرول، والمجموعة الهيدروكسيلية الثالثة للجليسرول تتأستر بحامض الفسفوريك بدلاً من حامض دهني. وهذا الفوسفات يرتبط بمركبات كحولية. فقد تكون هذه المركبات كولين Choline أو إيثانول أمين Ethanolamine وإينوسيتول Inositol أو السيرين Serine وذلك حسب نوع الدهن الفوسفاتي (شكل ١٣-٢). ومن الشكل فإنه يمكن أن تُشتق الدهون الفوسفاتية مثل فوسفاتيدايل كولين Phosphatidyl choline (ليسيثين Lecithin) وفوسفاتيدايل ايثانول أمين Phosphatidyl ethanolamine (سيفالين Cephalin) وفوسفاتيدايل سيرين Phosphatidyl serine وفوسفوتيدايل اينوسيتول Phosphotidyl inositol (شكل ١٣-١). ويوضح الشكل (١٣-٣) تركيب مفصل لأحد الدهون الفوسفاتية حيث يُلاحظ وجود حامضين دهنيين طويلين كارهين للماء Two long hydrophobic fatty acids يمثلان الذيل Tail إضافة إلى رأس Head قطبي لارتباطه بالمجموعة الفوسفاتية. تدخل الدهون الفوسفاتية في تركيب الهيكل السايتوبلازمي للخلية في الداخل حيث أن النظام الغشائي مؤلف من هذه المركبات. وتدل الدراسات حول تركيب الأغشية البلازمية بأنها مؤلفة من طبقة مزدوجة من دهون فوسفاتية تشاركها في التركيب البروتينات. وتوجد الرؤوس المحبة للماء على سطح الغشاء بينما الذيل الكاره للماء يقوم بعمل الجزء الداخلي من الغشاء(يمكن مراجعة الفصل الثاني عن تركيب الأغشية

البلازمية).



شكل (١٣-٢)

الوحدات الكيميائية المرتبطة مع فوسفات الدهون الفوسفاتية



شكل (١٣-٣)

تركيب أحد الدهون الفوسفاتية (ليسيثين Lecithin)

٣- الدهون السكرية Glycolipids

وهي نوع آخر من الدهون التي توجد في الأغشية البلازمية، وهي تشبه الدهون الفوسفاتية عدا أن الرأس المحب للماء مكون من أنواع من السكريات مرتبطة لتشكيل سلسلة كربوهيدراتية مستقيمة أو متفرعة. ويُضفي ذلك عدم تناظر للغشاء البلازمي لأن السلسلة الكربوهيدراتية تتجه دائماً إلى الخارج والذي يوحي بأن لها دوراً معيناً، حيث من المحتمل أن تؤدي وظيفة استقبال وتحسس المحفزات الخارجية والتي قد تؤثر في الأفعال الحيوية مثل النمو وغيره. ومن أهم الدهون السكرية في النبات:

جالاكتوسايل ثنائي الجليسرايدات Galactosyl diglycerides

و سلفوليبيد (دهن يحوي كبريت) Sulpholipid

وتؤكد الدراسات أن الدهون الجالاكتوزية Galactolipids توجد بشكل خاص في البلاستيدات الخضر حيث تشكل نسبة ٧٠ - ٨٠٪ من إجمالي الدهون في الأغشية الخاصة بالبناء الضوئي في النبات. ويوضح الشكل (١٣-١) بعض أنواع الدهون السكرية في النبات.

٤- الستيرولات Sterols

وهي مركبات عضوية تربينية Terpenes والتي تدعى ايزوبرينويدات Isoprenoids، تحوي على ٣٠ ذرة كربون وبالتالي تسمى تربينات ثلاثية Triterpenes، غير أن الستيرولات محورة لدرجة طفيفة لتعطي مركبات ذات ذرات كربون أقل قليلاً من ٣٠ ذرة، وهي ضمن مكونات الأغشية البلازمية. ومن أهم الستيرولات النباتية سايتوستيرول Sitosterol (شكل ١٣-٤) رباعي الحلقات Tetracyclic. ومن الجدير بالذكر بأن مركبات الستيرولات شأنها شأن حامض الابسيسيك ABA والجبريلينات Gibberellins وأشباه الكاروتين Carotenoids وغيرها إنما تنشأ من مركبات خماسية ذرات الكربون: Isopentenyl-PP و Dimethylallyl-PP كما يتضح في الشكل (١٣-٤).

٥- الشموع Waxes والكيوتين Cutin والسيوبرين Suberin

وهي مركبات شائعة في عالم النبات والتي تشكل أغلفة واقية لجسم النبات وخصوصاً الأوراق والسيقان والثمار حيث تدخل في تركيب الأدمة (الكيوتكل Cuticle) ولها دور في الحد من فقد الماء من الأنسجة النباتية المعرضة. وهي عادة خليط معقد من إسترات من أحماض دهنية طويلة السلسلة، وكحولات طويلة السلسلة Long chain monohydric alcohols، وأحماض دهنية طويلة السلسلة حرة Free long chain fatty acids وغيرها. ويتراوح عدد ذرات الكربون في الأحماض الدهنية والكحولات في تلك المركبات بين ٢١ و ٣٧. وفيما يلي بعض أنواع المواد المكونة للشموع في النبات.

$CH_3(CH_2)_{27}CH_3$	Straight-chain alkanes الكانات مستقيمة السلسلة
$CH_3(CH_2)_{29}CH_3$	
$CH_3(CH_2)_{22}-\overset{O}{\overset{\Vert}{C}}-O(CH_2)_{25}CH_3$	Fatty acid ester استر حامض دهني
$CH_3(CH_2)_{22}COOH$	Long-chain fatty acid حامض دهني طويل السلسلة
$CH_3(CH_2)_{24}CH_2OH$	Long-chain alcohol كحول طويل السلسلة

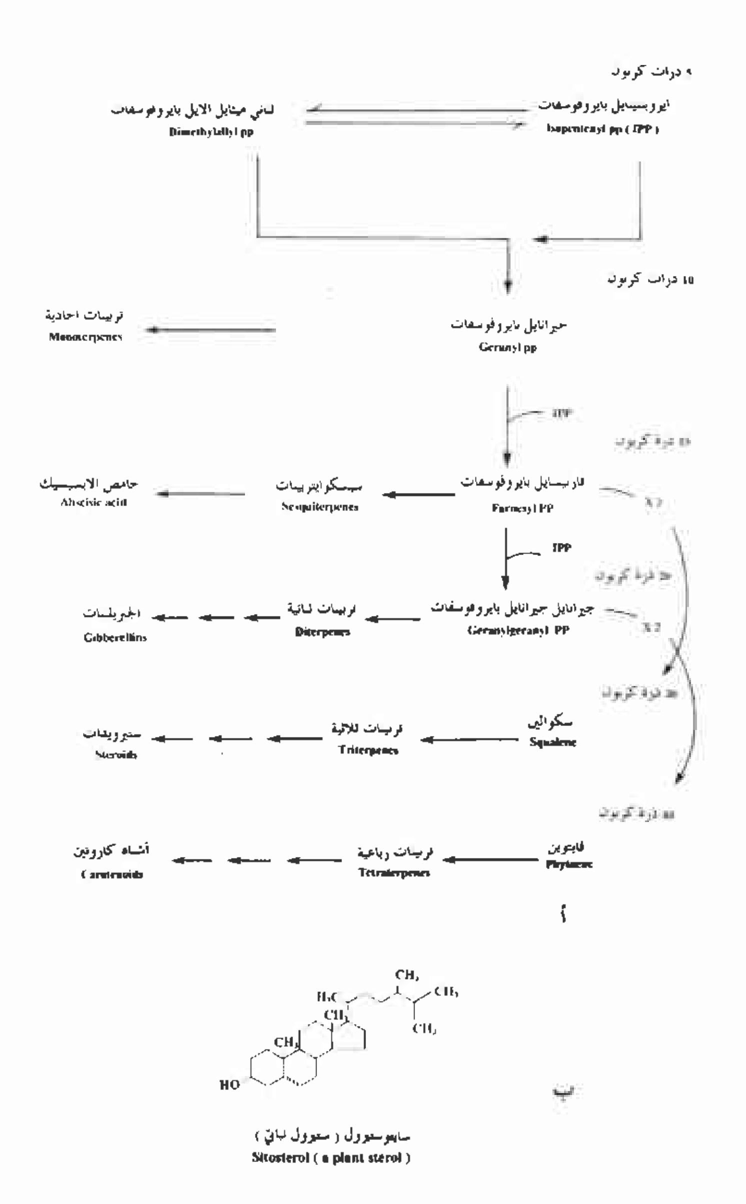
والشموع تكون عادة مرتبطة بالكيوتين وبالسيوبرين، فالكيوتين يتمثل في جزيء كبير عديد التبلمر مؤلف من هيدروكسي أحماض دهنية عديدة طويلة السلسلة Long-chain hydroxy fatty acids والتي تتصل مع بعضها البعض بروابط إستر لتشكل تركيباً شبكياً ثلاثي الأبعاد. والأحماض الدهنية عبارة عن مركبات مشبعة بشكل سلسلة مستقيمة والتي تتركب من ١٦ – ١٨ ذرة كربون ومجموعة هيدروكسيل عند النهاية المعاكسة للسلسلة من مجموعة الكربوكسيل.

$$HO\,CH_2\,(CH_2)_{14}\,COOH$$

$$HO\,CH_2(CH_2)_8\,\underset{\underset{OH}{|}}{CH}-(CH_2)_5\,COOH$$

أما السيوبرين فإنه عديد التبلمر ويشبه الكيوتين باحتوائه على مركبات من أحماض دهنية طويلة السلسلة وأحماض هيدروكسيلية وكحولات. إلا أن تلك الأحماض الدهنية قد تحوي مجموعتين من حامض ثنائي الكربوكسيل Dicarboxylic acids.

$$HOOC\,(CH_2)_{14}\,COOH$$



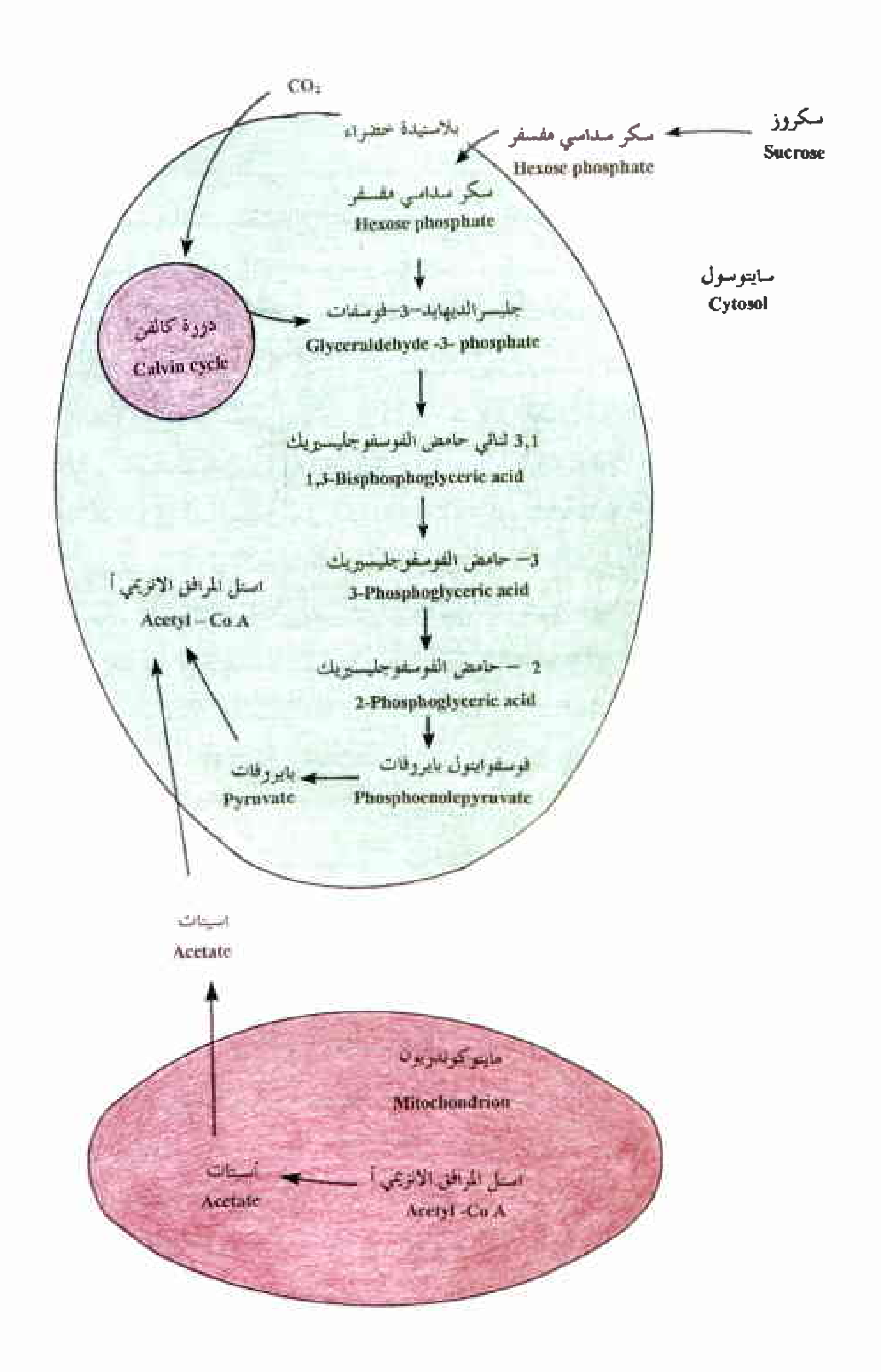
سايتوستيرول (ستيرول نباتي)
Sitosterol (a plant sterol)

شكل (١٣-٤)

أ - المركبات الكيميائية الرئيسية الناتجة من مركبات خماسية ذرات الكربون:

Isopentenyl PP و Dimethylallyl PP ومن أمثلتها الستيرويدات Steroids

ب - سايتوستيرول (أحد الستيرولات النباتية)



شكل (١٣-٥)

مراحل تكوين استل المرافق الإنزيمي أ في البلاستيدات

والحامض الدهني ستياروايل - حامل اسل بروتيني Stearoyl ACP به ١٨ ذرة كربون ولايحوي روابط مزدوجة. وبوجود إنزيم Desaturase enzyme تتكون رابطة مزدوجة عند الموقع (Δ9) حيث يتكون في نهاية المطاف الحامض الدهني أوليوايل - حامل اسل بروتيني Oleoyl-ACP. والتفاعل الأخير في البلاستيدة الخاصة ببناء الأحماض الدهنية هو عملية نقل مجموعة اسل Transacylation لتكوين اوليوايل المرافق الإنزيمي أ Oleoyl-CoA الذي يُنقل من البلاستيدات الخضر إلى الشبكة الإندوبلازمية الملساء (شكل ١٣-٧) التي يوجد لها مركب جليسرول فوسفات Glycerol-phosphate المتكون في السايتوسول. وبتفاعلين متلاحقين يشترك بهما جزيئين من اليوايل المرافق الإنزيمي أ يتكون في التفاعل الأول حامض لايسو الفوسفاتيديك Lysophosphatidic acid ويتكون حامض الفوسفاتيديك Phosphatidic acid في التفاعل الثاني (شكل ١٣-٨)، ويدخل المركب الأخير بسلسلة تفاعلات تنتهي ببناء الدهون (ثلاثي اسل جليسرول Triacyl glycerol) داخل أغشية الشبكة الإندوبلازمية الملساء والتي تكون جسيمات السفيروسومات Spherosomes (شكل ١٣-٩). ومن أهم تلك التفاعلات تكوين ثنائي اسل الجليسرول Diacylglycerol بعد نزع فوسفات من حامض الفوسفاتيديك. وفي تفاعل مهم يشترك به اوليوايل المرافق الإنزيمي أ يتكون المركب الدهني ثلاثي اسل جليسرول. إلا أن هناك مسار آخر مهم يجري في الشبكة الإندوبلازمية الملساء والذي ينتهي بتكوين الدهون الفوسفاتية Phospholipids. يبدأ هذا المسار بتفاعل حامض الفوسفاتيديك مع سايتيدين ثلاثي الفوسفات CTP لتكوين مركبات مختلفة من الدهون الفوسفاتية (شكل ١٣-٨) والتي تساهم في بناء الأغشية البلازمية. من جانب آخر تُبنى الدهون السكرية Glycolipids مثل الدهون الجالاكتوزية Galactolipids في البلاستيدات الخضر والتي تساهم في تشكيل أغشية الثايلاكويد الخاص بجرانات البلاستيدات. ويبدأ مسار بناء الدهون الجالاكتوزية بتفاعل ثنائي اسل جليسرول مع نيكليوتيد خاص بالجالاكتوز UDP-galactose وبتفاعلات لاحقة تتكون تلك المركبات (شكل ١٣-٧، شكل ١٣-٨). وقد يكون مصدر النيكليوتيد السكري من تحلل المركبات الكربوهيدراتية مثل السكروز لتكوين سكريات أحادية تتفاعل مع نيكليوتيدات ثلاثية الفوسفات لتكوين UDP-galactose كما سبق مناقشته في الفصل الحادي عشر.

a- $CH_3-\overset{O}{\overset{\|}{C}}-S-CoA + CO_2 + \xrightarrow[\text{Carboxylase}]{\text{Acetyl - CoA}}$

Acetyl - CoA

استل المرافق الإنزيمي أ

$COOH-CH_2-\overset{O}{\overset{\|}{C}}-S-CoA$

Malonyl - CoA

مالونايل المرافق الإنزيمي أ

b- سلسلة تفاعلات تحت سيطرة مجموعة إنزيمات تسمى:

Fatty acid synthase

وبوجود بروتين حامل للاسل (ACP)

Acyl Carrier Protein

وتنتهي هذه التفاعلات بتكوين بالموتايل المرافق الإنزيمي أ

Palmitoyl - CoA

وهذه التفاعلات كما يلي:

1. $CH_3-\overset{O}{\overset{\|}{C}}-S-CoA + ACP.SH \underset{\text{transacylase}}{\overset{\text{Acetyl}}{\rightleftharpoons}} CH_3-\overset{O}{\overset{\|}{C}}-S-ACP + CoASH$

استل المرافق الإنزيمي أ — استل حامل اسل بروتيني

2. $COOH-CH_2-\overset{O}{\overset{\|}{C}}-S-CoA + ACP\text{-}SH \underset{\text{transacylase}}{\overset{\text{Malonyl}}{\rightleftharpoons}}$

مالونايل المرافق الإنزيمي أ

$CoASH + COOH-CH_2-\overset{O}{\overset{\|}{C}}-S-ACP$

مالونايل حامل اسل بروتيني

3. $CH_3-\overset{O}{\overset{\|}{C}}-S-ACP + COOH-CH_2-\overset{O}{\overset{\|}{C}}-S-ACP \underset{\text{synthase}}{\overset{\text{3-ketoacyl-ACP}}{\rightleftharpoons}}$

$ACP\text{-}SH + CO_2 + CH_3-\overset{O}{\overset{\|}{C}}-CH_2-\overset{O}{\overset{\|}{C}}-S-ACP$

اسيتو استل حامل اسل بروتيني (حامض دهني ذو أربع ذرات كاربون)

4. $CH_3-\overset{O}{\overset{\|}{C}}-CH_2-\overset{O}{\overset{\|}{C}}-S-ACP + NADPH + H^+ \underset{\text{reductase}}{\overset{\text{3-ketoacyl-ACP}}{\rightleftharpoons}}$

$NADP^+ + CH_3CH\,(OH)\,CH_2-\overset{O}{\overset{\|}{C}}-S-ACP$

D - 3 - Hydroxybutyryl - ACP

٣- هيدروكسي بيوترايل - حامل اسل بروتيني

5. $CH_3 - CH(OH) - CH_2 - \overset{O}{\overset{\|}{C}} - S - ACP \underset{\text{dehydratase}}{\overset{\text{3-Hydroxyacyl-ACP}}{\rightleftharpoons}}$

$$H_2O + CH_3 - CH = CH - \overset{O}{\overset{\|}{C}} - S - ACP$$

Trans - 2 - Butenoyl - ACP

ترانس - ٢ - بيو تينوايل - حامل اسل بروتيني

6. $CH_3 - CH = CH - \overset{O}{\overset{\|}{C}} - S - ACP + NADPH + H^+ \underset{\text{reductase}}{\overset{\text{Enoyl-ACP}}{\rightleftharpoons}}$

$$NADP^+ + CH_3\, CH_2\, CH_2 - \overset{O}{\overset{\|}{C}} - S - ACP \quad \text{Butyryl-ACP}$$

بيوترايل - حامل اسل بروتيني

يتفاعل المركب بيو ترايل - حامل اسل بروتيني مع جزيء آخر من مالونايل - حامل اسل بروتيني Malonyl-ACP حيث تتكرر الخطوات من ٣ - ٦ حتى يتكون مركب بالميتوايل - حامل اسل بروتيني Palmitoyl-ACP (مركب ذو ١٦ ذرة كربون). والمركب الأخير يتحول إلى بالميتوايل - المرافق الإنزيمي أ بوجود إنزيم Palmitoyl-ACP transacylase الذي يساهم في بناء الدهون في الشبكة الإندوبلازمية الملساء.

$$\underset{\text{بالميتوايل - حامل اسل بروتيني}}{CH_3\,(CH_2)_{14} - \overset{O}{\overset{\|}{C}} - S - ACP} + CoA \xrightarrow[\text{transacylase}]{\text{Palmitoyl-ACP}} ACP\text{-}SH + \underset{\text{بالميتوايل - المرافق الإنزيمي أ}}{CH_3\,(CH_2)_{14} - \overset{O}{\overset{\|}{C}} - S - CoA}$$

والمركب بالميتوايل المرافق الإنزيمي أ يتحول إلى اوليوايل المرافق الإنزيمي أ Oleoyl-CoA بوجود إنزيم Elongase وكذلك إنزيم آخر Desaturase enzyme . يُنقل المركب أوليوايل المرافق الإنزيمي أ خارج البلاستيدة الخضراء إلى الشبكة الإندوبلازمية الملساء حيث يوجد مركب جليسرول فوسفات Glycerol phosphate . وبعد سلسلة من التفاعلات يتم تكوين ثلاثي اسل جليسرول Triacylglycerol (TAG).

شكل (١٣-٦)

البناء الحيوي للأحماض الدهنية الذي يجري داخل البلاستيدات

(Lea and Leegood, 1993)

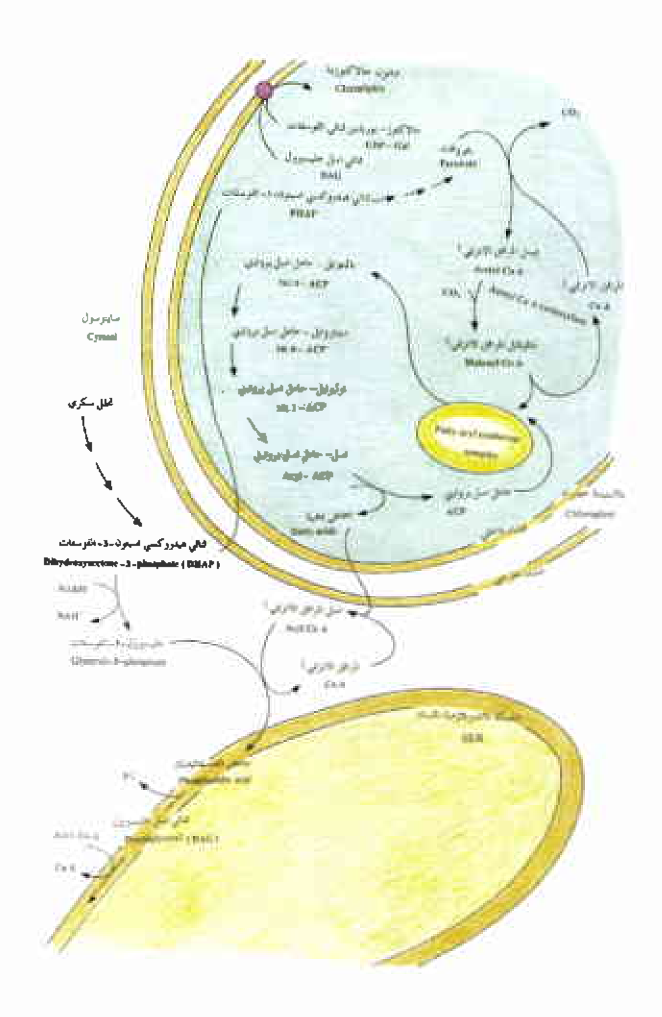
البناء الحيوي للشموع Biosynthesis of Waxes

بالرغم من عدم وضوح عملية البناء الحيوي للمواد الشمعية في النبات إلا أن بعض العلماء قد وضع تصورات لتلك العملية حيث أن مكونات الأحماض الدهنية طويلة السلسلة المشبعة قد تتكون بواسطة مسار Malonyl-CoA بالارتباط مع نظام الاستطالة (شكل ١٣-٦). كذلك فإن الكحولات والألديهايدات طويلة السلسلة تنشأ من مسار ألفا للأكسدة α-oxidation لتلك الأحماض الدهنية طويلة السلسلة. ويوضح الجدول (١٣-٢) الأحماض الدهنية والكحولات الشائعة التي تدخل في الشموع.

جدول (١٣-٢)

الأحماض الدهنية والكحولات الشائعة في الشموع

عدد ذرات الكربون	الاسم الشائع	
	الحامض	الكحول
24	Lignoceric	Lignoceryl
26	Cerotic	Ceryl
28	Montanic	Octacosyl
30	Mellisic	n~ Myricyl
32	Lacceroic	n~Lacceryl
34	n~ Tetratriacontanoic	Tetratriacontyl

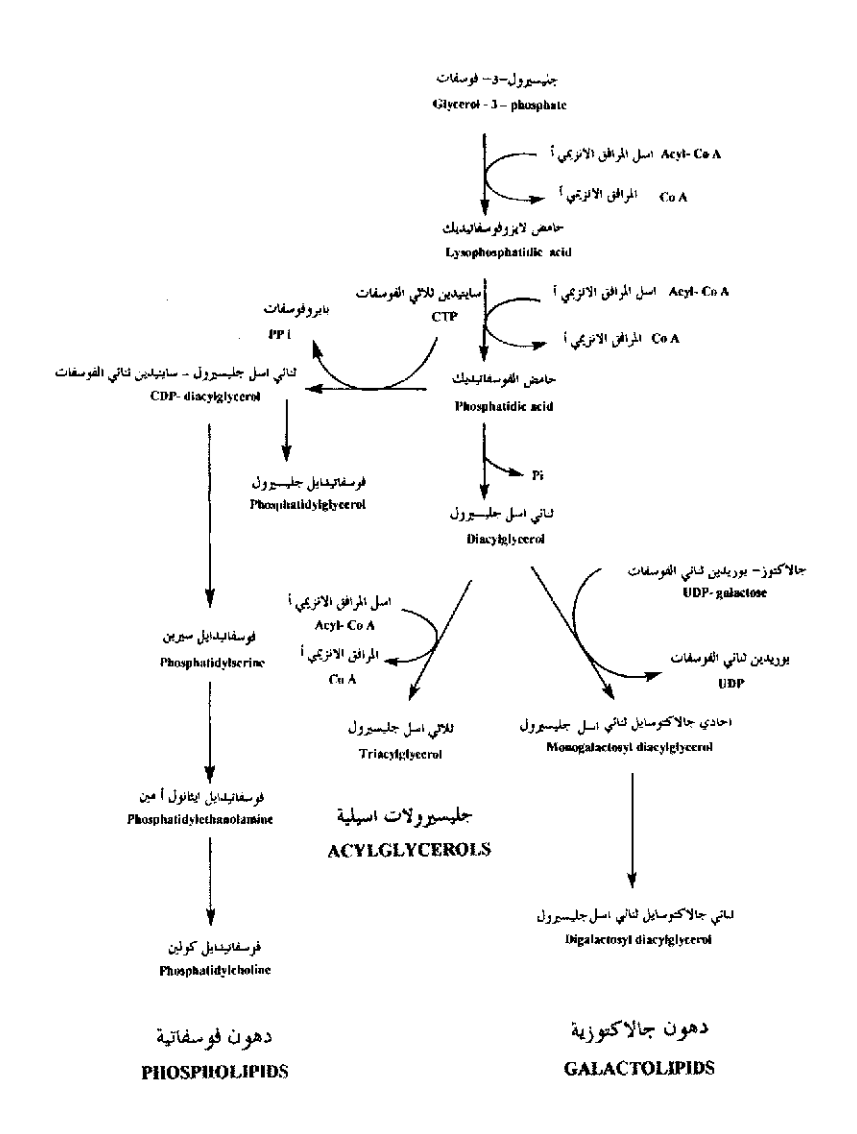


شكل (١٣-٧)

البناء الحيوي للأحماض الدهنية وثلاثي الجليسرايد والدهن الجالاكتوزي. تجري عملية بناء الأحماض الدهنية والدهن الجالاكتوزي في البلاستيدة بينما تجري عملية بناء ثلاثي الجليسرايد (ثلاثي أسل جليسرول) على أغشية الشبكة الإندوبلازمية الملساء (Taiz and Zeiger, 1998)

خزن وتحلل الدهون Storage and Degradation of Fats

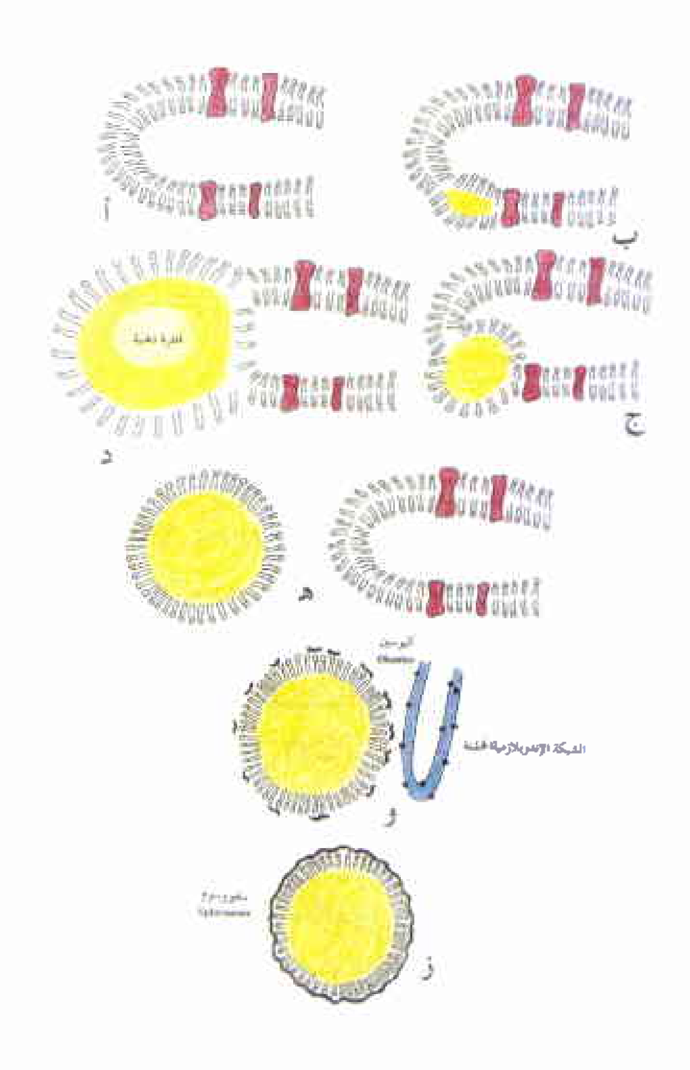
مما هو معروف بأن تخزين الدهون في النبات يكون بشكل ثلاثي الجليسرايد (ثلاثي اسل جليسرول) والذي شُرح بناءه الحيوي سابقاً. وبات من الواضح بأن معظم تلك المركبات تُخزن في بذور بعض النباتات مثل القطن وتباع الشمس والفول السوداني ... إلخ، حيث تتراكم في باديء الأمر في وسط الطبقة الدهنية المزدوجة للشبكة الإندوبلازمية وفي نهاية المطاف تتكون جسيمات دهنية كبيرة Large oil bodies في سايتوبلازم أنسجة البذرة المتكونة ويمكن تسميتها بالسفيروسومات (الأجسام الكروية) .Spherosomes



شكل (١٣-٨)

المسارات الحيوية لبناء الدهون الرئيسية في النبات

أما عملية تحلل تلك المركبات فإنها تتضمن تحول الدهون إلى كربوهيدرات في مرحلة إنبات البذور وخصوصاً البذور الزيتية. وأن هذه العملية تشترك بها مجموعة من العضيات الخلوية مثل جلايوكسيسومات Glyoxysomes والمايتوكوندريا Mitochondria والسايتوسول Cytosol (شكل ١٣-١٠). ففي باديء الأمر تجري عملية تحلل ثلاثي اسل جليسرول (أو يسمى ثلاثي الجليسرايد Triglycerides) إلى أحماض دهنية بوجود إنزيم لايبيز Lipase الموجود في النصف الخارجي من غشاء السفيروسوم أو في جلايوكسيسوم، ويعتمد ذلك على نوع النبات. ويلي ذلك عملية تحلل تأكسدي Oxidative breakdown للأحماض الدهنية لإنتاج اسل المرافق الإنزيمي أ Acyl-CoA والذي يُنشط بوساطة إنزيم



شكل (١٣-٩)

مراحل تكوين السفيروسومات (الأجسام الكروية)

أ - **إنزيمات البناء الحيوي لثلاثي اسل الجليسرول موجودة في الشبكة الإندوبلازمية لخلايا تقوم ببناء تلك المواد**

ب - **بدء عملية البناء**

ج - **بدء عملية فصل نصفي الطبقة الغشائية المزدوجة**

د - **تكوين قطرة دهنية**

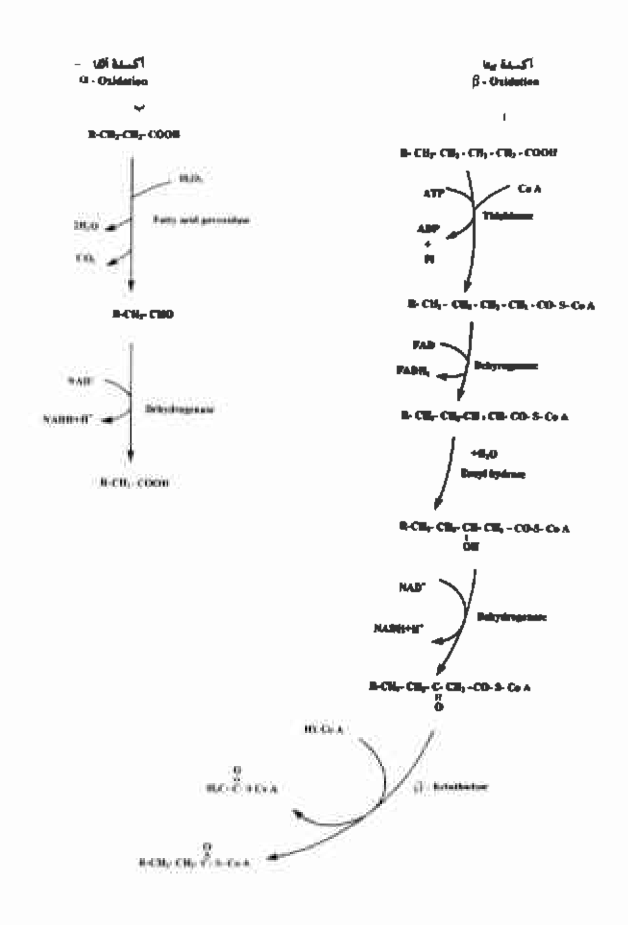
هـ - **انفصال القطرة الدهنية محاطة بغشاء مفرد**

و - **البناء الحيوي لمادة اوليوسين Oleosin (أوليوسين مادة بروتينية تحافظ على السفيروسوم)**

ز - **إحاطة مادة اوليوسين للسفيروسوم الذي اكتمل نموه**

Fatty acyl-CoA synthetase. والمركب اسل المرافق الإنزيمي أ Acyl-CoA هو مـادة تفـاعـا

كذلك هناك مسار آخر في النبات لتحلل الأحماض الدهنية والذي يسمى مسار ألفا للأكسدة α-oxidation (شكل ١٣-١١) وهذا لايحصل في الحيوانات. وتتلخص هذه التفاعلات بمرحلتين، ففي المرحلة الأولى تتحول الأحماض الدهنية إلى الديهايد و CO_2 بوساطة إنزيم Fatty acid peroxidase ووجود البيروكسيد. وفي المرحلة الثانية تحدث عملية نزع للهيدروجين بعد إضافة جزيء ماء ليتكون NADH وبذا تعود المجموعة الكربوكسيلية COOH- لجزيء الحامض الدهني وهذا التفاعل يحدث بوجود إنزيم Dehydrogenase.



شكل (١٣-١١)

أكسدة وتحلل الأحماض الدهنية

أ - مسار بيتا للأكسدة β-oxidation

ب - مسار ألفا للأكسدة α-oxidation

الباب الرابع

النمو والتطور

Growth and Development

الفصل الرابع عشر

نمو النبات والتشكل الظاهري

Plant Growth and Morphogenesis

حياة النبات أحداث متواصلة، فالبيضة المخصبة Fertilized egg (الزايجوت Zygote) تنقسم انقسامات متكررة كي تعطي جنين البذرة الذي قد يبقى كامناً لفترة من الزمن لايلبث أن يستعيد نشاطه الانقسامي، بتوافر الظروف المناسبة، وتتسع الخلايا الناتجة وتتميز وتتخصص كي تعطي أنسجة وأعضاء وكائنات تتراوح مابين النباتات الصغيرة إلى الأشجار العالية. وتستعاد حياة النبات ثانية بتكون التراكيب التكاثرية والبذور. ويتم تنظيم تلك العمليات عند مستوى المورثات (الجينات) حيث تحدد تعاقبات القواعد النيتروجينية في الحامض النووي الرايبوزي منقوص الأكسجين DNA في الصبغيات (الكروموسومات) فيما إذا كان نمو البيضة المخصبة يؤدي إلى نبات صغير أو شجرة ضخمة. وهناك مجموعتان من العوامل تؤثران في نمو وتطور النباتات:

أ – دور الهرمونات الداخلية والتي هي بمثابة مراسلات كيميائية تنسق نمو أعضاء ومجمل النبات.

ب – عوامل خارجية (بيئية) مثل الضوء ودرجة الحرارة والجاذبية والتي تزود النبات بمعلومات حول بيئته. تساعد تلك العوامل في توجيه النبات لغرض الاستفادة المثلى من مصادر الضوء والتغذية وغيرها. وإن ارتباط عوامل الضوء والفترة الضوئية ودرجة الحرارة يمكن أن تساعد النبات في إحداث التزهير والتكاثر.

تستخدم مصطلحات النمو Growth والتميز Differentiation والتطور Development لوصف جوانب مختلفة من التغيرات خلال دورة حياة النبات. وهو محصلة عمليات حيوية يقوم بها الكائن الحي تنتهي عادة بزيادة الحجم وغالباً زيادة في الوزن وأحياناً زيادة في العدد. بيد أن الحجم ليس المعيار الوحيد لقياس النمو. فهناك قياسات الوزن الطري أو الأخضر Fresh weight الذي هو قياس وزن النسيج الحي. والوزن الطري قد لايكون معياراً واضحاً ذلك أن المحتوى المائي قد يتباين بسبب ظروف آنية مثل تغيرات

في الرطوبة النسبية ودرجة الحرارة. وعليه فإن الوزن الجاف Dry weight قد يكون أكثر ملائمة في حالة النباتات النامية. لكن في حالات معينة يمكن الاعتماد على الوزن الطري في قياس النمو مثل إنبات البذور ونمو الكالس Callus في حالة الزراعة النسيجية Tissue culture. كذلك فإن دراسة عدد الخلايا وحجمها يمكن الاعتماد عليهما كمعيارين مهمين في عملية قياس النمو فضلاً عن قياسات الطول والعرض والارتفاع. وعليه يمكن تعريف النمو على أنه الزيادة غير العكسية Irriversible increase في حجم ووزن النبات.

والتميز مصطلح نوعي يشير إلى اختلافات ليست في حجوم الخلايا أو الأنسجة أو الأعضاء الناتجة فحسب، وإنما أيضاً في خصائصها التشريحية والوظيفية. وكما هو معروف فإن البيضة المخصبة تنقسم باستمرار لتعطي خلايا وأنسجة تصبح جذراً أو غصناً حيث تتميز الخلايا البارنشيمية غير المتخصصة كي تعطي عناصر الخشب وعناصر اللحاء وغيرها من الأنسجة المستديمة والتي تمتاز بخصائص محددة من الناحية المظهرية والوظيفية. وعليه فإن عملية تميز الخلايا ماهي إلا سلسلة من تغيرات نوعية تنتهي بتكوين خلايا متباينة في الشكل والوظيفة.

أما عملية التطور فهي محصلة النمو والتميز، وهي المظلة التي تنطوي تحتها كافة التغيرات التي يمر بها النبات خلال دورة حياته ابتداءً من إنبات البذور وحتى اكتمال نموه والتزهير والإنتاج وانتهاءً بالشيخوخة.

لقد أدرك علماء فسيولوجيا النبات أربعة تغيرات على الأقل لوصف نمو النبات فبالإضافة إلى زيادة الوزن الجاف هناك تضاعف المادة الحية (البروتوبلازم) وعمليات الانقسام الخلوي Cell division والاتساع الخلوي Cell expansion. وحقيقة الأمر فإن هذه التغيرات ليست مفصولة عن بعضها البعض، وأن كل واحد من تلك التغيرات صورة للآخر. وتعد الزيادة في الوزن الجاف تعبير دقيق عن نمو النبات، كما أن زيادة المادة الحية تؤدي إلى زيادة حجم الخلية وبالتالي تؤثر في الانقسام الخلوي.

إن تشكل الأعضاء النباتية ونموها يستمر بصورة غير محدودة Indeterminate growth خصوصاً في مناطق قمم السيقان وأطراف الجذور، كما تنشط الأنسجة الإنشائية (المرستيمية) الجانبية لكثير من النباتات. لكن أعضاء معينة في جسم النبات يكون نموها محدوداً Determinate growth حيث تُظهر الأوراق والأزهار والثمار أنماطاً مختلفة من النمو وهي جنينية لفترة محدودة قبل أن يصبح كامل العضو مكتمل النمو عندها تتوقف تلك العمليات. ومن جانب آخر، فإن معظم نباتات ذوات الفلقتين تعاني من النمو الثانوي Secondary growth الذي يتضمن زيادة سنوية في أقطار جذور وسيقان النبات. ويتركز النمو في هذه النباتات في الكامبيوم الوعائي

Vascular cambium والكامبيوم الفليني Cork cambium اللذان ينشطان في موسمي النمو لتكوين أنسجة ثانوية من الخشب واللحاء والأنسجة الأخرى كي تساهم في أنشطة النبات المختلفة.

تطور النبات Plant Development

تبدأ دورة حياة النباتات الراقية عندما تتوافر الظروف الملائمة لإنبات بذورها، حيث تتشرب البذرة في باديء الأمر بالماء وتنتفخ ويتمزق غلاف البذرة مما يعجل في نمو الجنين. وتجري أثناء تلك الفترة أحداث أيضية مهمة للتعجيل في إنبات البذور. وتتمثل تلك الأحداث بزيادة معدل التنفس وتحرر إنزيمات التحلل المائي التي تقوم بهضم المواد المخزونة في فلقات وسويداء البذور وبعدها تُنقل المواد المهضومة الذائبة إلى أماكن الاستفادة منها لغرض بناء خلايا جديدة. ويتزامن ذلك مع نشاط عمليات النمو المتمثلة بالانقسام الخلوي والاتساع الخلوي لتكوين النبات الجديد.

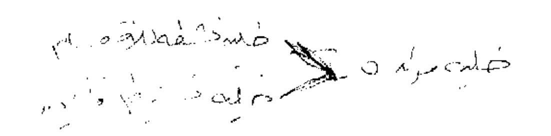
وبعد بزوغ الجذيرات يستطيل محور الجنين لتثبيت البادرة في التربة. وباستمرار نمو البادرة وتكوين النبات يتركز النمو في مناطق معينة من جسم النبات، حيث تبقى بعض الأنسجة نشطة وفعالة والتي يُطلق عليها اسم الأنسجة الإنشائية أو المرستيمية Meristematic tissues. ويمكن تقسيم تلك الأنسجة حسب أماكن وجودها في جسم النبات إلى:

أ - الأنسجة الإنشائية القمية Apical meristems: وتوجد هذه الأنسجة في قمم السيقان والجذور ويطلق عليها اسم القمم النامية Growing points (شكل ١٤-١).

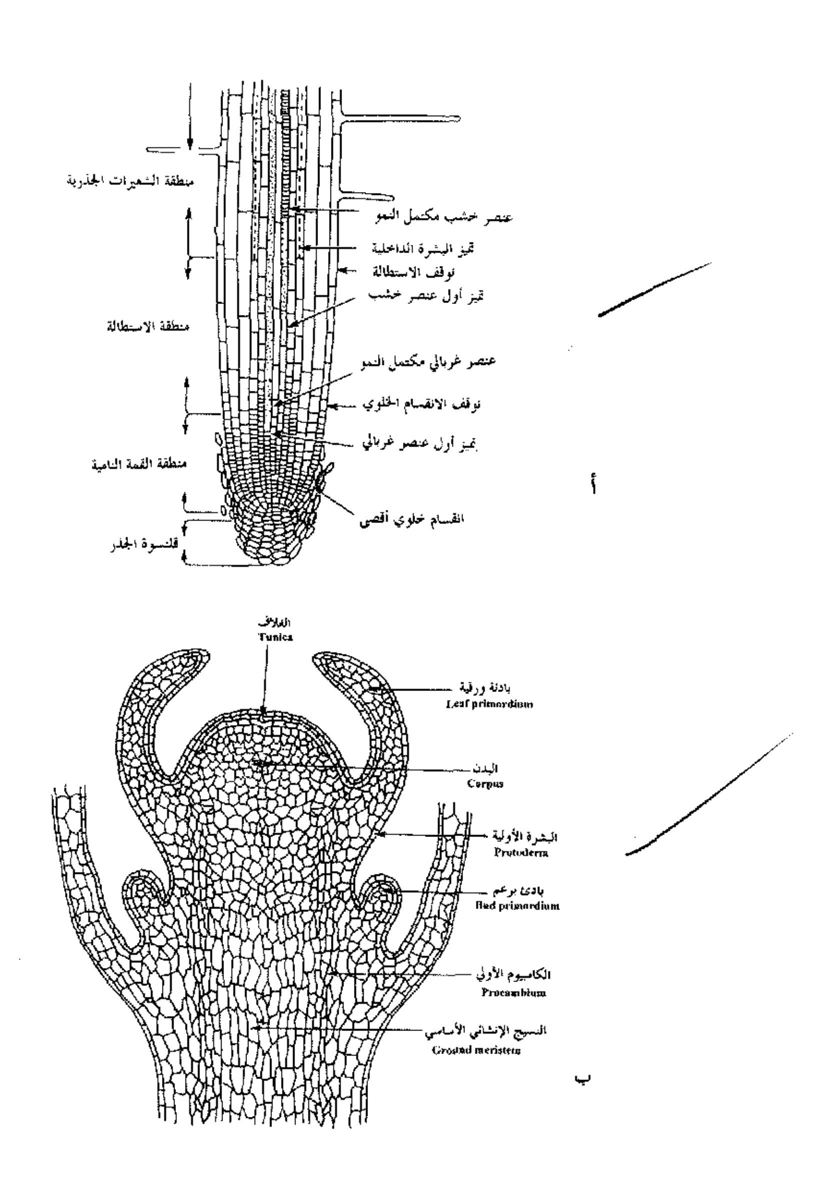
ب - الأنسجة الإنشائية الجانبية Lateral meristems: وتوجد هذه الأنسجة موازية للبشرة وتنقسم لتنتج خلايا جديدة تضيف إلى سمك الساق أو الجذر. وتتمثل تلك الأنسجة بالكامبيوم الوعائي Vascular cambium الذي يكوِّن الخشب واللحاء الثانويين، والكامبيوم الفليني Cork cambium الذي يكوِّن الفلين في السيقان والجذور التي تعاني تغلظاً ثانوياً (شكل ١٤-٢).

ج - الأنسجة الإنشائية البينية Intercalary meristems: توجد هذه الأنسجة بين أنسجة مكتملة النمو بعيداً عن القمم الناميةكتلك التي توجد في قواعد الأوراق أو فوق العقد في سيقان نباتات ذوات الفلقة الواحدة.

ويكون النسيج الإنشائي القمي للساق بشكل يشبه القبة Dome shaped وهو محاط ببادئات الأوراق Leaf primordia (شكل ١٤-١ب). يحوي هذا النسيج الإنشائي عدداً قليلاً من الخلايا النشطة التي تكوِّن جسم النبات الإبتدائي والذي يشمل الساق والأوراق



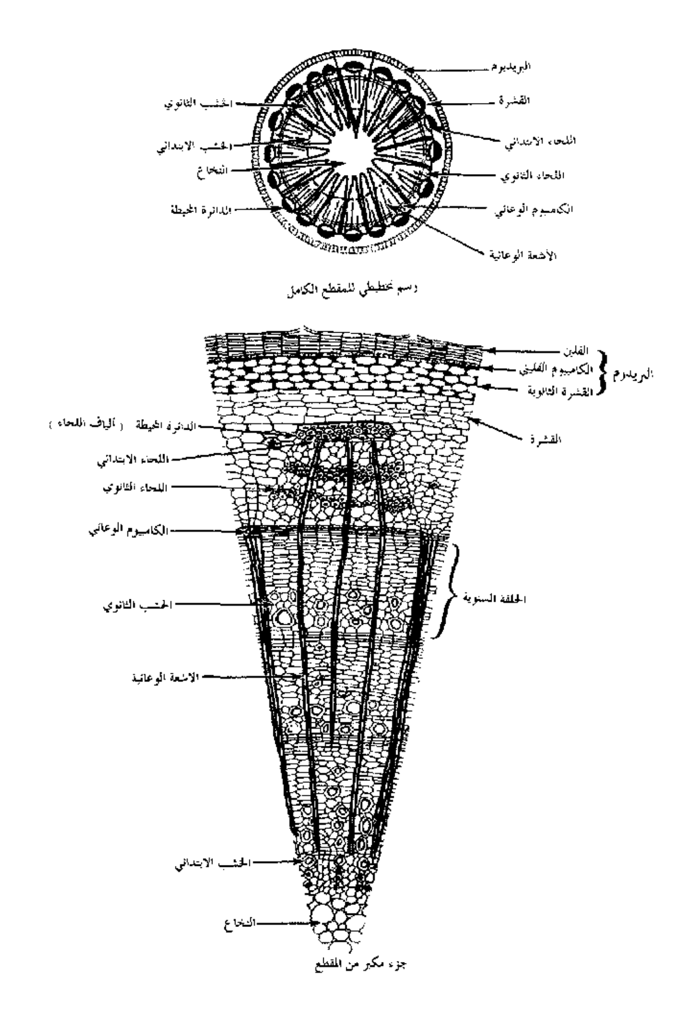
والأفرع فضلاً عن تكوين الأزهار فيما بعد. وتنقسم الخلايا القمية بطريقة بحيث أن إحدى الخليتين الجديدتين تبقى نشطة في عملية الانقسام، بينما الخلية الأخرى تستطيل وتتميز وتتخصص. وعند دراسة النسيج الإنشائي القمي للساق نلاحظ أنه مقسم إلى منطقتين هما:



شكل (١٤-١)

أ - مقطع طولي في طرف الجذر Root tip

ب - مقطع طولي في قمة الساق Stem apex



شكل (١٤-٢)

مقطع عرضي في ساق ذوات الفلقتين يوضح الأنسجة الإنشائية (المرستيمية) الجانبية

Lateral meristems

١- الغلاف Tunica: وهو صف أو أكثر من خلايا تنقسم بصورة عمودية لتكون البشرة.
٢- البدن Corpus: وهو مؤلف من عدة صفوف تنقسم بعدة اتجاهات كي تعطي الأنسجة الداخلية للساق والأوراق (شكل ١٤-١ب).

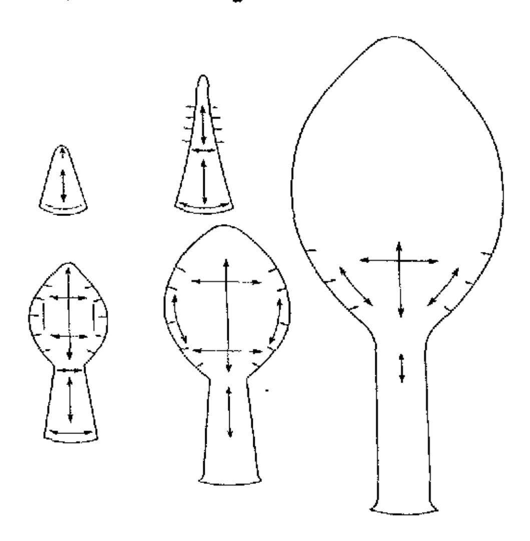
إن استطالة محور النبات وتشكل الفروع والأغصان وماتحمله من أوراق وبراعم هي في حقيقتها عمليات نمو للخلايا الإنشائية وماتكونها من أنسجة قبل حدوث عمليات التميز والتخصص. وتتحدد استطالة المجموع الخضري بمعدل ومدى استطالة السلاميات Internodes. وبهذا الصدد تُظهر النباتات أنماطاً من عمليات الاستطالة:

١- حدوث الاستطالة اساساً قرب النهاية الطرفية للسلامية الأحدث.
٢- السلامية القديمة تستكمل استطالتها قبل شروع السلامية التالية بالاستطالة.
٣- حدوث الاستطالة بشكل متوازن لكافة السلاميات وبالتالي فإنها تستكمل نموها في وقت واحد.
٤- حدوث الاستطالة بشكل متزايد من السلاميات القديمة باتجاه السلاميات الحديثة عند القمة.
٥- لاتستطيل سلاميات بعض النباتات وتعطي نتيجة لذلك الشكل النجمي (الوردي) Rosette shape حتى لتبدو وكأن الأوراق قد نشأت من نقطة واحدة. عدم استطالة السلاميات في هذه الحالة يرتبط بمستويات منخفضة من منظمات النمو وخصوصاً الجبريلين.

تنشأ البادئة الورقية Leaf primordium كبروز صغير على جانب النسيج الإنشائي القمي نتيجة لعملية الانقسام الخلوي في منطقتي الغلاف والبدن. وتحدث هذه العملية بانتظام كي تعطي ترتيباً Phyllotaxy خاصاً للأوراق على الساق. فيمكن أن تنتظم الأوراق بشكل متقابل بحيث أن كل زوج من بادئات الأوراق تنشأ عند زاوية مقدارها ٩٠° من الزوج السابق أو بأنماط حلزونية بحيث تنشأ البادئة الورقية عند درجة ١٣٧° أو ١٨٠° من الزوج السابق. وبالرغم من عدم وجود تفسيرات أكيدة لهذه الأنماط إلا أن النظرية الأكثر قبولاً في الوقت الحاضر تؤكد على أن باديء الورقة يشغل مساحة معينة والتي تبدي تحديداً فيزيائياً على النسيج الإنشائي. وعليه فإن البادئات التالية تنشأ في المساحة التالية المتاحة وغير المتأثرة بتلك التحديدات. وتبدأ أول معالم نشوء الورقة في النباتات الراقية بحصول انقسامات محيطية Periclinal divisions في المنطقة تحت السطحية للغلاف Tunica وينتج عن ذلك تكوين مسند ورقي Leaf buttress الذي يتحول تدريجياً إلى باديء الورقة Leaf primordium. ويكون الانقسام الخلوي في باديء الورقة قمياً في البداية لايلبث أن يستمر انقساماً قمياً وحافياً إلى أن تصل الورقة كامل

حجمها (شكل ١٤-٣). وفي الحقيقة بأنه حينما يبلغ طول باديء الورقة ٨٠ إلى ٢٠٠ مايكرومتر تتكون أنسجة إنشائية حافِّية Marginal وتحت حافِّية Sub-marginal. وبتكون هذه الأنسجة فإن معالم شكل نصل الورقة يكون قد أصبح واضحاً. وتبدأ عملية اتساع الورقة من خلال نشاط الأنسجة الإنشائية الحافِّية Marginal meristems، فالانقسامات العمودية فيها تعطي الشكل الطبيعي لنصل الورقة. لكن في نباتات ذوات الفلقة الواحدة والأعشاب لايُلاحظ النمو الحافي Marginal growth حيث بدلاً من ذلك هناك نسيجاً إنشائياً قاعدياً عند منطقة اتصال النصل بالغمد والذي يؤدي دوراً رئيسياً في استطالة الورقة. ومن جانب آخر، تبقى مجموعة من الخلايا الإنشائية محصورة في منطقة اتصال نصل الورقة بالساق (الإبط Axil). وتعطي تلك الخلايا البرعم الإبطي Axillary bud أو الفرع المقبل الذي يحتفظ بنسيجه الإنشائي القمي.

إن نشاط النسيج الإنشائي القمي للساق والمجموع الخضري عموماً ومماينتج عنه من خلايا وأنسجة تشكل جسم النبات الإبتدائي Primary plant body. غير أنه في العديد من نباتات ذوات الفلقتين يتشكل جسم النبات الثانوي الذي يتألف من الخشب الثانوي واللحاء الثانوي فضلاً عن طبقة البريدرم Periderm نتيجة لنشاط أنسجة إنشائية ثانوية Secondary meristems متمثلة بالكامبيوم الوعائي والكامبيوم الفليني.



شكل (١٤-٣)

أشكال توضيحية لتغير نمط النشاط الإنشائي خلال مراحل تطور الورقة

(تشير الأسهم إلى المواقع الرئيسية لاتجاهات النمو)

(Dale and Milthorpe , 1983)

نمو الجذور Root Growth

الجذر هو العضو النباتي الأول الذي يتكون أثناء إنبات البذور. وعند متابعة طرف الجذر يُلاحظ أنه مقسم إلى أربع مناطق:

أ - قلنسوة الجذر Root cap،

ب - النسيج الإنشائي القمي Apical meristem،

ج - منطقة الاستطالة Zone of elongation، و

د - منطقة الشعيرات الجذرية Root hair zone أو منطقة اكتمال النمو Zone of maturation (شكل ١٤-١أ).

يغطى طرف الجذر بقلنسوة الجذر والتي توفر الدعم الميكانيكي للنسيج الإنشائي أثناء اندفاع الجذر في التربة، فضلاً عن أنها تفرز مادة عديدة التسكر والتي تشكل منطقة مخاطية Mucigel تُشْبِّعْ طرف الجذر لنفس الغرض السابق. كذلك فإن قلنسوة الجذر تؤدي دوراً مهماً في تحسس الجاذبية الأرضية في الجذور. أما النسيج الإنشائي فإن جزءاً منه يختص بتكوين قلنسوة الجذر والجزء الرئيسي يكوِّن خلايا وأنسجة تتميز وتتخصص لتعطي الأنسجة المستديمة Permanent tissues. وهذه المنطقة هي التي يفضل فيها دراسة عملية الانقسام الفتيلي (المايتوزي) حيث تلاحظ الخلايا في نشاط انقسامي مستمر وتبدو الخلايا صغيرة مكعبانية الشكل Cuboidal. ومن الجدير بالملاحظة فإن مركز النسيج الإنشائي عبارة عن منطقة أقل نشاطاً في الانقسام ولاتُظهر قدرة كبيرة في تقبل مركبات نيكليوتيدية مشعة مثل الثايمدين Thymidine لتكوين DNA مقارنة مع الخلايا الإنشائية للمناطق الأخرى التي تمتاز بقدرة كبيرة في تقبل تلك المركبات. والخلايا الأخيرة تنقسم وتتسع حيث يمكن تحديد ملامح منطقة الاستطالة عندما تكون الخلايا واسعة وممتدة مع ملاحظة تميز الأنسجة الخشبية في المنطقة التي تقع ضمن ١٠٠ مايكرومتر عن منطقة النشاط الانقسامي وملاحظة الأنابيب الغربالية مكتملة النمو التي تقع ضمن ٤٠٠ إلى ٥٠٠ مايكرومتر عن المنطقة المذكورة. وبعد توقف عمليات النمو الخلوي فإن الأنسجة المستديمة تكون قد تميزت حيث تحاط الأنسجة الوعائية بطبقة من البشرة الداخلية Endodermis التي تحاط هي الأخرى بأنسجة القشرة والبشرة. ويلاحظ تكون الشعيرات الجذرية في هذه المنطقة وذلك لزيادة كفاءة النبات في امتصاص الماء. وتنشأ الفروع الجذرية الجانبية نتيجة لنشاط خلايا الدائرة المحيطة Pericycle في المنطقة مكتملة النمو.

تكوين وتطور الأزهار Flower Formation and Development

من الأحداث المثيرة والغامضة في حياة النبات الزهري هو تحول النسيج الإنشائي القمي من إنتاج تراكيب خضرية إلى إنتاج تراكيب تكاثرية. ويمكن تقسيم عملية التزهير إلى ثلاث مراحل:

أ - الحث Induction: وهي الأحداث التي تعطي إشارة للنبات للبدء في تكوين بادئات الأزهار بدلاً من بادئات الأوراق.

ب - الإثارة Evocation: وهي الأحداث التي تجري في قمة الساق بعد عملية الحث لتحول النسيج الإنشائي لتكوين بادئات الأزهار بدلاً من بادئات الأوراق.

ج - التطور Development: وفي هذه المرحلة تنمو فيها بادئات الأزهار لتعطي التراكيب الزهرية المكتملة النمو في نهاية الأمر.

وستكون هناك مناقشة حول موضوع التحكم في التزهير في الفصل السادس عشر.

تحليل نمو النبات Plant Growth Analysis

عند متابعة نمو خلايا منفردة أو عضو من أعضاء النبات أو مجمل النبات على مدى من الزمن يمكن الحصول على منحنى نمو Growth curve والذي يُطلق عليه اسم منحنى بشكل الحرف Sigmoid curve S (سيجمويد). ومن خلال هذا المنحنى تقسم مراحل النمو إلى:

أ - النمو البطيء Slow growth أو Lage phase.

ب - النمو السريع Rapid growth أو Logarithmic phase.

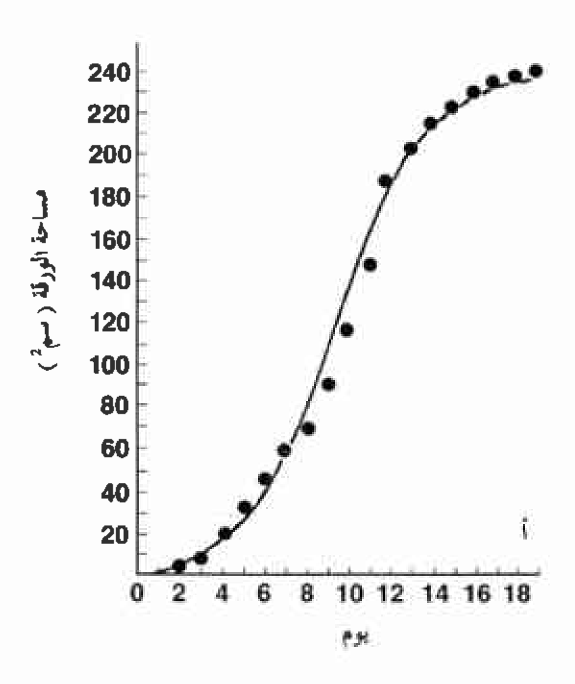
ج - النمو البطيء أو المفقود Slow growth أو Stationary phase (شكل ١٤-٤) وقد وضعت بعض المعادلات لوصف هذا النوع من المنحنيات ومن أهم تلك المعادلات مايسمى المنحنى المنطقي العام Generalized logistic curve (Yasseen, 1983) والذي وضع لوصف نمو الورقة:

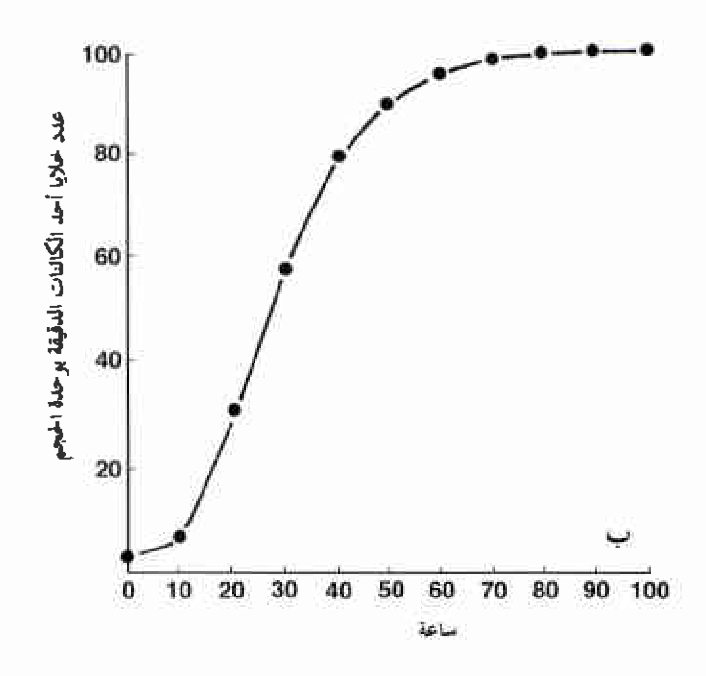
$$a = \frac{F}{[1 + S\ EXP\ [-B\ (t - M)]]^{\frac{1}{S}}}$$

a = مساحة الورقة (سم٢) عند الوقت t (يوم).

F = النهاية العليا من المنحنى.

B = يحدد توزيع المنحنى على الوقت.





شكل (١٤-٤)

(أ) منحنى نمو ورقة نبات الخيار *Cucumis sativa*

(ب) منحنى نمو مستعمرة خميرة

M = يثبت المنحنى على الوقت.

S = عامل الشكل والذي يحدد نقطة الانقلاب Point of inflexion.

ولابد من استخدام برنامج حاسوب خاص لحل هذه المعادلة وحساب المتغيرات الخاصة بنمو الورقة Growth variables والتي تشمل:

أ - معدل النمو Growth rate (سم٢/يوم).

ب - فترة النمو Growth duration (يوم).

ج - مساحة الورقة عند نقطة الانقلاب Area at point of inflexion (سم٢).

د - المساحة النهائية للورقة The final leaf area (سم٢).

كذلك أُستخدم الوصف الطولي Linear description (Gallagher, 1979) لنمو أوراق النجيليات حيث استعملت معادلة الخط المستقيم Linear equation للنقاط المحصورة بين ١ر. و ٩ر. من الطول النهائي للنصل. ويمثل ميل الخط المستقيم معدل النمو R_L (سم/يوم) بينما تحسب فترة النمو D_L (يوم) والطول النهائي F_L (سم) من خلال المعادلتين أدناه:

$$D_L = \frac{0.9\,F_L}{R_L}$$

$$F_L = (R_L + D_L) + L_i$$

D_L فترة النمو (يوم)

R_L معدل النمو (سم/يوم)

F_L الطول النهائي (سم)

L_i ١ر. الطول النهائي (سم)

استخدمت المعادلات والمنحنيات أعلاه على نطاق واسع لوصف نمو أعضاء النبات (الأوراق مثلاً) تحت مختلف الظروف البيئية.

عمليات النمو Growth Processes

تشمل عمليات النمو الأساسية عمليتين هما الانقسام الخلوي Cell division والاتساع الخلوي Cell expansion. إن عمليتي النمو متلازمتان فلابد للخلية أن تتسع إلى حجم معين حتى يمكن أن تحدث عملية الانقسام الخلوي، غير أن بعض الخلايا تتسع كي تتخصص لأداء وظيفة معينة.

الانقسام الخلوي Cell Division

تبدأ حياة النباتات وكذلك الكائنات الحية الأخرى بخلية واحدة والتي تنقسم انقسامات فتيلية (مايتوزية Mitotic) متكررة تنتهي بتكوين النبات الكامل. وتمر الخلايا بمراحل محددة خلال عملية الانقسام الخلوي المتكرر. وتسمى المرحلة بين كل انقسامين بالطور البيني Interphase، غير أنه في الخمسينيات من القرن العشرين الميلادي وجد أن النواة تمر بأحداث قبل شروعها بعملية الانقسام الفعلي. وتسمى عملية الانقسام والطور البيني بالدورة الخلوية Cell cycle (شكل ١٤-٥). والخلية الحية تنمو وتنقسم خلال تلك الدورة حيث يمكن ملاحظة وجود أربعة أطوار:

١- طور فاصل أول G_1 (Gap phase I) أو طور نمو أول (Growth phase I): وهو مرحلة من مراحل الطور البيني تتضاعف فيها بعض العضيات الخلوية.

٢- طور بناء المادة النووية S (Synthesis phase) في هذه المرحلة تتضاعف المادة النووية فضلاً عن البروتين المشارك مع الحامض النووي DNA في الصبغيات (الكرموسومات). وهي مرحلة ثانية من مراحل الطور البيني.

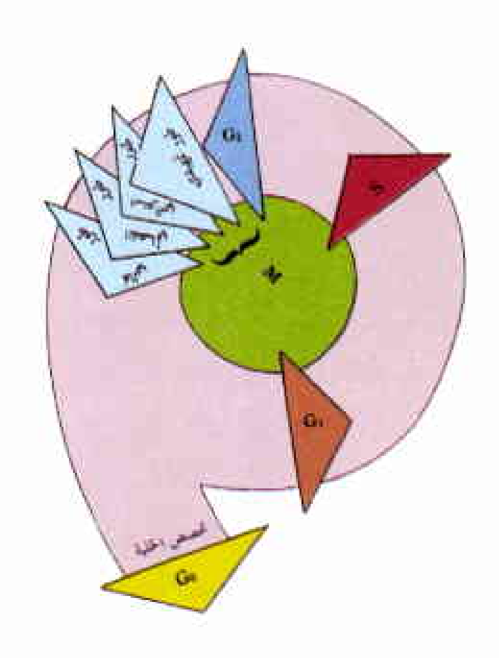
٣- طور فاصل ثاني G_2 (Gap phase II) أو طور نمو ثاني (Growth phase II). وهو المرحلة الثالثة والأخيرة من مراحل الطور البيني التي تلي عملية تضاعف المادة النووية. وخلال هذه المرحلة يتم بناء مختلف الإنزيمات والأنواع الأخرى من البروتين تمهيداً لعملية الانقسام الفتيلي (المايتوزي).

٤- الانقسام الفتيلي (المايتوزي) (Mitosis): وهي عملية انقسام نووي حيث تتوزع المادة النووية المتضاعفة والعضيات الأخرى في الخليتين البنويتين الجديدتين فضلاً عن حصول عملية الانقسام السايتوبلازمي Cytokinesis. وتشمل هذه العملية أربعة أطوار هي الطور التمهيدي Prophase والطور الاستوائي Metaphase والطور الانفصالي Anaphase والطور النهائي Telophase

السيطرة على خط الانقسام الخلوي Control of the Plane of Cell Division

يتكون جدار خلية جديد بعد انتهاء عملية الانقسام الفتيلي، ويندمج الجدار الجديد مع جدر الخلية الأم والذي يفصل الخليتين البنويتين عن بعضهما البعض. وبما أن للخلية النباتية جدراً ثابتة الموقع فإن الجدار الجديد لابد وأن يكون باتجاه صحيح ويرتبط مع جدر الخلية الأم بمواقع صحيحة. وبالرغم من أن هذه العملية تتم بدقة متناهية فإنها لازالت غير مستوفية الدراسة والفهم. بيد أن الشيء الواضح هو أن عملية الانقسام

الفتيلي وانقسام الخلية لايمكن أن تحدث دون مشاركة أنيببات الهيكل السايتوبلازمي. وحينما تبدأ عملية الانقسام الفتيلي فإن النظام السائد لقشرة الخلية Cell cortex (المنطقة التي تلي جدار الخلية باتجاه النواة) في الطور البيني يُستبدل بحزمة من الأنيببات الدقيقة تحيط النواة وتدعى هذه الحزمة بحزمة ما قبل الطور التمهيدي Proprophase band. وتقع هذه الحزمة في منطقة قرب الغشاء البلازمي بعرض ٢ إلى ٣ مايكرومتر. وبتقدم الانقسام الفتيلي تظهر أنيببات دقيقة عند سطح النواة. وبعد تحلل الغلاف النووي فإن تلك الأنيببات تجتاح المنطقة النووية لتشكل المغزل الفتيلي Mitotic spindle، وتضمحل بعدها حزمة ماقبل الطور التمهيدي وتستمر أحداث الانقسام الفتيلي، وعند بلوغ الطور النهائي يتشكل الغلاف النووي حول النواتين البنويتين حيث يظهر بينهما نظام من الأنيببات الدقيقة يسمى فراجموبلاست Phragmoplast.



شكل (١٤-٥)

الدورة الخلوية Cell cycle

G1 تضاعف عضيات الخلية

S تضاعف DNA

G2 بناء الإنزيمات

M الانقسام الفتيلي (المايتوزي)

Go تخصص الخلية

يتكون الجدار الجديد ضمن الفراجموبلاست الذي يسمى في هذه المرحلة بالصفيحة الخلوية Cell plate، حيث تنتظم أنيبيات الفراجموبلاست بزوايا قائمة مع خط الصفيحة الخلوية مع مجموعتين من الأنيبيات الدقيقة متراكبتين في المنطقة الوسطى. وتتجمع حويصلات صغيرة على طول هذا الخط وتلتحم لتشكل الصفيحة الخلوية والتي تمتد باتجاه جدار الخلية الأم. وقد أُقترحت بعض الآليات حول السيطرة الخلوية لتحديد خط الانقسام الخلوي، حيث لوحظ أن هذا الخط يتأثر بعوامل متعددة مثل الضوء والجاذبية والضغط الفيزيائي فضلاً عن هرمون الأكسين. ومن الواضح في الوقت الحاضر بأن موقع الانقسام محدد قبل بدء عملية الانقسام الفتيلي. وجاءت الأدلة من خلال حركة المادة النووية قبل الانقسام إلى خط الصفيحة الخلوية المقبل إضافة إلى تشكيل وحدات سايتوبلازمية تدعى فراجموسوم Phragmosome والتي تتكون عند خط الانقسام قبل بدء عملية الانقسام الفتيلي.

الاتساع الخلوي Cell Expansion

وهي عملية زيادة حجم الخلية نتيجة لحدوث تغيرات في خصائص الجدار الميكانيكية مما يؤدي إلى ليونة في الجدار حيث تصبح الروابط التي تربط مختلف المركبات الكيميائية المعقدة ضعيفة. ويلي ذلك اندفاع الماء إلى داخل الخلية نتيجة لانخفاض الجهد المائي في الخلية. ويتصاحب ذلك مع بناء مادة جدار جديدة تساعد في الحفاظ على مكونات وخصائص الجدار. وفي الحقيقة بأن عملية اتساع الخلية تبدأ باتساع الجدار الخلوي والذي يوصف بأنه اتساع مرن باللزوجة Viscoelastic extension. وتعتمد عملية الاتساع الخلوي على انتفاخ الخلية والتي يمكن وصفها بالمعادلة الآتية:

$$GR = m (P - Y)$$

معدل النمو GR

تمدد الجدار m (قياس كمي لقدرة الجدار لزيادة مساحته السطحية بطريقة غير عكسية)

الضغط الانتفاخي P

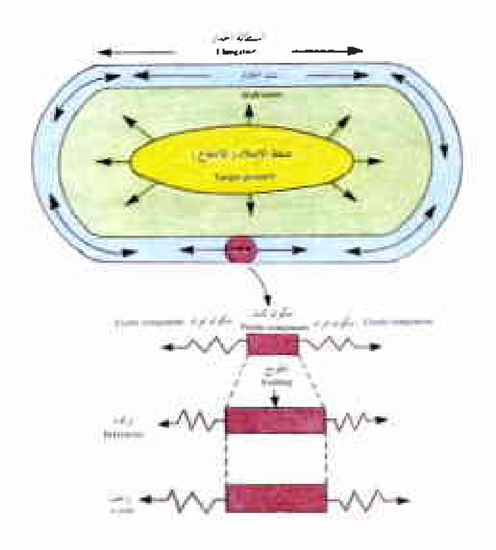
الضغط الابتدائي Y

(الضغط الابتدائي هو أقل ضغط في الجدار يمكن أن يؤثر في النمو ويعرف أيضاً بأنه الضغط الذي دونه يقاوم جدار الخلية إعادة التشكيل غير العكسي Plastic deformation).

ويمكن أن يوصف معدل النمو بأنه حاصل قسمة تغير الحجم على مدى من الزمن dv/dt. وأن (P - Y) يمكن أن يوصف بأنه الانتفاخ المؤثر في النمو. أما تمدد الجدار m فإنه

عبارة عن حساسية الجدار للضغط. ويمكن أن تؤثر الظروف المختلفة في إحداث تغيرات في واحد أو أكثر من تلك المتغيرات الخاصة بمعدل النمو، فيمكن أن يؤثر الإجهاد المائي أو استعمال منظمات النمو في معدل النمو من خلال التأثير على الضغط الانتفاخي أو الضغط الابتدائي أو تمدد الجدار.

وبرزت صعوبة في تفسير دور الضغط الانتفاخي في عملية الاتساع الخلوي، فهو من جانب يشجع التمدد غير العكسي للجدار لكنه أيضاً يحد من الامتصاص المستمر للماء. بيد أن بعض العلماء قد افترض وجود ظاهرة ارتخاء الشد Stress relaxation والتي يمكن أن تقدم تفسيراً كافياً لذلك الدور. إن حدوث الضغط الانتفاخي يكون بسبب مقاومة السلاسل السليلوزية والمركبات الأخرى لإعادة التشكيل Deformation نتيجة لاتساع البروتوبلاست، لكن من جانب آخر فإن البروتوبلاست المتسع يدفع باتجاه الجدار مسبباً شداً Stress داخل ذلك الجدار. لذلك تبدأ عملية تمدد واتساع الخلية حينما يكون ذلك الشد أقل حدة بسبب أحداث ليونة الجدار Wall loosening مما يؤدي إلى تطويع Yielding عناصر الجدار خصوصاً الارتباطات العرضية بين مكوناته. وعليه فإن ارتخاء الشد يسبب تقليل قيمة الضغط الانتفاخي، وهذا من شأنه أن يخفض قيمة الجهد المائي والذي يسبب في امتصاص سلبي للماء والذي يؤدي إلى زيادة حجم الخلية واستطالة الجدار الخلوي ثم تجري أحداث اتساع الخلية ثانية (شكل ١٤-٦).



شكل (١٤-٦)

مراحل اتساع الخلية ودور الضغط الانتفاخي فيها

(Hopkins, 1995)

طرق الاتساع الخلوي Methods of Cell Expansion

هناك طريقتان رئيسيتان للاتساع الخلوي:

أ - الاتساع الطرفي Tip expansion: حيث أن بعض الخلايا تتسع من أطرافها مثل الشعيرات الجذرية وأشباه الجذور وأنابيب اللقاح والخيوط الفطرية. وفي هذه الحالة فإن بناء الجدار الخلوي واتساع الخلية مترادفان ويحصل النمو بتراكم Deposition مادة جدار جديدة على الطرف.

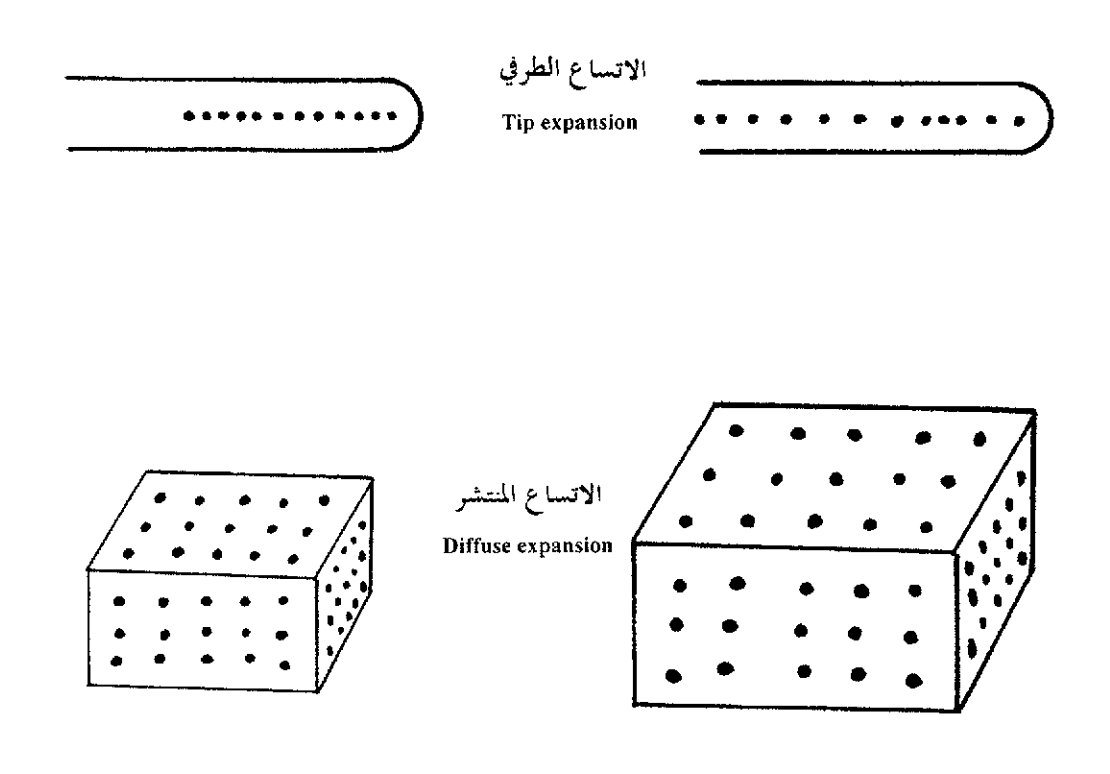
ب - الاتساع المنتشر Diffuse expansion: وهذا يشمل الاتساع المتجانس لجزء كبير من المساحة السطحية لجدار الخلية. ولأن صلابة الجدر الخلوية تحدد اتساع البروتوبلاست فإن حجم وشكل الخلايا المنفردة يمكن أن تتحدد من خلال الخصائص الميكانيكية للجدر المحيطة بها، حيث يكون ذلك مرتبطاً مع ليونة الجدار الخلوي Cell wall loosening كما هو مرتبط مع بناء مادة ذلك الجدار. إن تلك العمليات تكون تحت السيطرة الخلوية كما هي تحت السيطرة الهرمونية كما سيلاحظ في الفصل التالي (شكل ١٤-٧).

ولابد من الرجوع إلى بعض المراجع الحديثة حول فهم أكثر لآليات الاتساع الخلوي خصوصاً خاصية القطبية Polarity التي تمتاز بها طرق الاتساع الخلوي (Taiz and Zeiger, 1998).

ويمكن القول بأن نمو النباتات عديدة الخلايا يتضمن زيادة عدد الخلايا بواسطة الانقسام الخلوي وزيادة حجم الخلايا بالاتساع الخلوي، وأنه لايوجد حد فاصل بين تلك العمليتين لكن في المناطق القمية من السيقان والجذور يكون الانقسام الخلوي واسع النطاق في المنطقة الطرفية القصوى بينما المنطقة التي تقع على مسافة عدة مليمترات من الطرف فإن الاتساع الخلوي يكون سائداً. وفي الأعضاء ذات النمو المحدود كالأوراق والثمار فإن نوعي النمو الخلوي منفصلان مع الوقت حيث هناك طور مبكر يسود فيه الانقسام الخلوي يليه طور متأخر حيث يتوقف الانقسام الخلوي بينما هناك زيادة نشطة في حجم الخلايا. وأن الجزء الأعظم من هذه الزيادة في الحجم هي نتيجة لتكوين الفجوات Vacuolation، بمعنى أنه بامتصاص الماء يصبح السايتوبلازم عبارة عن طبقة رقيقة مبطنة لجدار الخلية من الداخل وتحتل الفجوة الحيز الأكبر من الخلية. وبالرغم من أن الجزء الأعظم من زيادة حجم الخلية خلال تكوين الفجوات تكون نتيجة لامتصاص الماء فإن بناء سايتوبلازم جديد ومادة جدار جديدة تستمر بنشاط خلال تلك الفترة بحيث أن الوزن الجاف للخلية يزداد لدرجة كبيرة.

وأن عمليات النمو تلك تحتاج إلى طاقة لغرض بناء البروتين الضروري لإنجاز

الفعاليات الأيضية الخاصة بذلك، كما أنها بحاجة إلى ظروف هوائية وتجهيز كافٍ من الكربوهيدرات كمصدر للطاقة والبناء الخلوي. وفي الحقيقة بأن مساحة الجدار الخلوي تزداد خلال عملية الاتساع والاستطالة الخلوية لدرجة كبيرة. وكما هو متوقع من تمدد أو اتساع الجدار بواسطة الضغط الانتفاخي فإن هذا الجدار من الناحية النظرية قد يعاني من نقص في السمك، غير أن ذلك لايحصل حيث أن مادة جديدة لابد وأن تضاف إلى الجدار خلال النمو، وثمة جدال حول الكيفية التي بها تضاف المادة الجديدة فيمكن أن تكون على مجمل سمك الجدار (اندماجي) Intussusception أو تضاف على السطح الداخلي (تراكمي) Apposition. وأن معظم الأدلة تشير إلى أن المادة الجديدة للجدار إنما تضاف بالطريقة الثانية بالرغم من عدم استبعاد الطريقة الاندماجية.



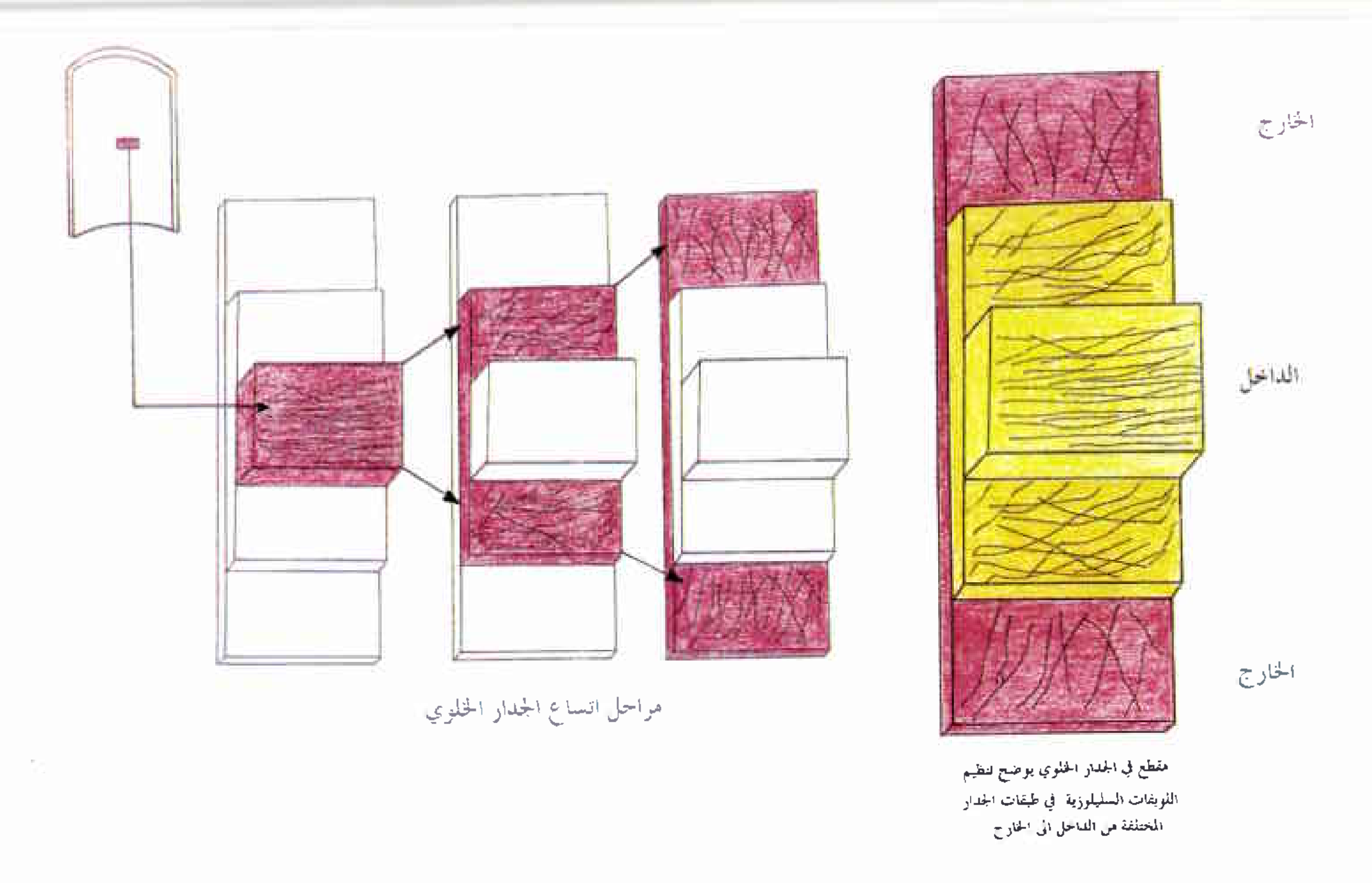
شكل (١٤-٧)

الاتساع الطرفي والاتساع المنتشر في خلايا النبات

التركيب الدقيق للجدار الخلوي The Fine Structure of Cell Wall

أظهر التركيب الدقيق للجدار الخلوي باستعمال المجهر الالكتروني بأن العنصر الهيكلي الرئيسي للجدار في النباتات الراقية مؤلف من شبكة من الليفات السليلوزية Cellulose microfibrils، وهذه توجد بحالة بلورية Crystalline state بمعنى أنها مرتبة بشكل شبكي Lattice، بينما المتبقي من تلك الليفات تكون بشكل شبه بلوري Semi-crystalline. وتنطمر الليفات السليلوزية في مادة حشوة متواصلة مؤلفة من أشباه السليلوز (الهيميسليلوز) Hemicellulose (مادة عديدة التسكر غير سليلوزية مركبة من سكريات خماسية مثل أرابينوز Arabinose وزايلوز Xylose وسكريات سداسية مثل جلوكوز Glucose وجالاكتوز Galactose ومانوز Mannose) والبكتينات Pectins التي تحوي نسبة عالية من مخلفات حامض الجالاكتويورونيك Galacturonic acid. كما تحوي الحشوة على كميات قليلة من البروتينات والدهون.

وكما أشير سابقاً فإن نمو الجدار يتضمن تطويع Yielding الجدار بسبب الشد المتولد بواسطة الضغط الانتفاخي. وخلال اتساع الجدار يُعاد توجيه وتنظيم الليفات الدقيقة. وفي الخلايا البارنشيمية، على سبيل المثال، فإن الليفات الدقيقة تُنظم بالاتجاه العرضي أي بزاوية عمودية على المحور الطولي للخلية، غير أنه باتساع الجدار فإن تلك الليفات الدقيقة تنظم على طول المحور الطولي. وخلال النمو، فإن ليفات دقيقة عرضية جديدة تضاف إلى داخل الجدار بحيث أن المقطع العرضي يبدو متدرجاً من تنظيم عرضي إلى الطولي من الداخل إلى الخارج (شكل ١٤-٨).



شكل (١٤-٨)

فكرة نمو جدار الخلية الشبكي المتعدد Multinet ويلاحظ من اليسار إلى اليمين كيفية إعادة توجيه اللييفات السليلوزية كمراحل متعاقبة من اتساع الجدار

السيطرة على نمو النبات Control of Plant Growth

يمكن وضع عملية السيطرة على نمو النبات في ثلاث مستويات:

أ - ضمن الخلايا Intracellular level

ب - بين الخلايا Intercellular level

ج - خارج الخلايا Extracellular level

السيطرة ضمن الخلايا Intracellular level

يشمل هذا المستوى التغيرات في عمليات التعبير للمورثات Gene expression المؤثرة في مختلف الأنشطة الخلوية من خلال التغير في أنواع البروتينات. ومما هو معروف بأن كافة المعلومات الخاصة بأنشطة خلايا النبات ونموها وتطورها محفوظة في مادة الوراثة في خلايا ذلك النبات. وأن الخلايا لاتفقد مورثاتها بالرغم من عدم حدوث تعبير لتلك المورثات، بينما يستمر نمو وتميز وتطور النبات. إن التطور المنظم للنبات يحتاج إلى تعاقب مبرمج من التنشيط الخاص بالمورثات لغرض تكوين بروتينات معينة في الوقت المناسب. ومما هو معروف بأن المورث (الجين) عبارة عن جزء من DNA، وهي بمثابة تعاقبات من نيكليوتيدات ذلك المركب. وأن تعاقب كل ثلاثة نيكليوتيدات يقوم بتشفير حامض أميني واحد. وعليه فإن التعاقبات النيكليوتيدية في حقيقة الأمر تحدد تعاقبات الأحماض الأمينية التي تشكل التركيب العام الابتدائي للبروتين (أو الإنزيم) الذي يؤدي دوراً مهماً في الأيض الخلوي. وتشير عملية تعبير المورثات إلى بناء بروتينات خاصة مشفرة بواسطة موثرات خاصة (مورث واحد لكل بروتين). وبات معروفاً بأن ليس كافة المورثات نشطة طوال الوقت لكن يمكن أن تعمل أو أن تتوقف عن العمل ويعتمد ذلك على متطلبات الحالة النموية المبرمجة للنبات أو الكائن الحي أو الاستجابة للظروف البيئية. ويمكن القول بأن هذا التعبير التفاضلي للمورثات هو بمثابة وسائل أساسية لغرض تعديل العمل الإنزيمي في الخلية وبالتالي تعديل المسار الأيضي والتميز الخلوي. ويمكن إيجاز عملية تعبير المورثات بخمس مراحل أساسية:

١- تنشيط المورثات Gene activation

٢- النسخ أو الاستنساخ Transcription

٣- تعديل RNA processing RNA

٤- الترجمة Translation

٥- تعديل البروتين Protein processing

وهناك العديد من الخطوات المطلوبة لتعبير المورثات الناجح وكل خطوة تمثل مرحلة مهمة في تنظيم عملية التعبير هذه أثناء تطور النبات. وهناك بعض الأدلة بوجود نسخ تفاضلي وسيطرة على الترجمة ومابعد عملية الترجمة Post-translation طوال عملية تطور النبات.

السيطرة بين الخلايا Intercellular level

تعني هذه السيطرة التنظيم الهرموني للنمو والتطور طوال حياة النبات، ذلك أن منظمات النمو تؤدي دوراً مهماً في عملية التواصل بين خلايا النبات وذلك من خلال ارتباطها مع مستقبلات بروتينية خاصة في الأغشية البلازمية. والحقيقة بأن عملية التداخل بين الخلايا من العمليات المعقدة والتي يمكن إيضاحها من التجربة الآتية:

عند أخذ خلايا نخاع ساق نبات التبغ (الدخان) Tobacco، والتي فقدت قدرتها على الانقسام وقد تميزت لأغراض الخزن، ووضعها في ظروف زراعية خاصة فإنها تنمو كي تعطي كتلة غير منتظمة من خلايا غير متميزة تسمى كالس Callus. وباستمرار نمو هذه الكتلة وبتوافر ظروف غذائية وهرمونية خاصة يمكن أن يعطي الكالس مجموع جذري ومجموع خضري يؤدي في نهاية المطاف إلى تكوين نبات جديد. من هذه التجربة يمكن الاستنتاج بأن هرمونات نمو النبات تؤدي دوراً تنشيطياً وتثبيطياً لمختلف الاستجابات النموية. وستكون هناك مناقشات مستفيضة حول الموضوع في الفصل الخامس عشر.

كذلك فإن عملية التواصل Communication بين الخلايا يمكن أن تحدث من خلال الخيوط البلازمية Plasmodesmata عبر النظام الحي أو نظام السايتوبلازم Symplast وكذلك عبر نظام الجدر الخلوية والمساحات البينية Apoplast.

السيطرة خارج الخلايا Extracellular Level

تختص هذه السيطرة بالمؤثرات البيئية والتي يمكن أن تنظم عمليات النمو المختلفة. ومن تلك المؤثرات درجة الحرارة والضوء والجاذبية والمجالات المغناطيسية والرياح والصوت، وثمة مؤثرات في تربة النبات مثل رطوبة التربة والمغذيات والملوحة. كما توجد مؤثرات تخص تلوث الهواء والماء والتي تمثل تحدياً بيئياً للنباتات بما تسببه من تحورات في نمط النمو والتطور. ومن الجدير بالذكر فإن تحسس الإشارات البيئية تعد الخطوة المهمة لإدراك سلسلة الأحداث المؤدية للاستجابة النموية. ولابد من أن النبات يمتلك وسائل تحسس الإشارة وتحويلها وإيصالها بشكل تغيرات دائمية للأيض والكيمياء الحيوية. وعليه يمكن القول بأن المؤثرات البيئية تؤثر في نمو النبات من خلال تحوير تعبير المورثات والأنشطة الهرمونية.

الفصل الخامس عشر

منظمات النمو النباتية

Plant Growth Regulators

يحتاج النبات أثناء فترة نموه إلى مواد أولية مثل الماء والأيونات من التربة وكذلك إلى ثاني أكسيد الكربون من الجو لإنجاز عملية البناء الضوئي. كما يحتاج النبات إلى المركبات العضوية التي يصنعها في تلك العملية وإلى المركبات المتكونة من مختلف العمليات الأيضية. وبالإضافة إلى ذلك فإن هناك مركبات عضوية ضرورية لنمو النبات وتطوره وتكوينه، وهذه تتكون في مناطق معينة من جسم النبات والتي تنتقل من تلك المناطق إلى مناطق مختلفة لإحداث تأثيرها. وهذه المركبات ليست مركبات غذائية عادية كمصدر للطاقة أو بناء الخلايا إنما هي منظمات نمو تبدي تأثيراتها وفق آليات خاصة وهذه جميعاً تسمى منظمات النمو الطبيعية Natural growth regulators. وعليه يمكن تعريف منظمات النمو الطبيعية بأنها مركبات عضوية معينة تُبنى في مناطق معينة من النبات ثم تنتقل بكميات ضئيلة [أقل من (١) مل مول وغالباً أقل من (١) مايكرومول] من أماكن بناءها إلى مناطق أخرى من النبات لإظهار تأثيرها الفسيولوجي والكيموحيوي الذي ينتج عنه تنظيم عمليات النمو المختلفة، أو هي مركبات عضوية غير مغذية والتي بكميات صغيرة تشجع أو تثبط أو تحور العمليات الحيوية في النبات. فهرمونات النمو عوامل ذات أهمية قصوى لاستكمال الأنشطة النموية، وهي كذلك معنية باستجابة النباتات للبيئة الطبيعية الخارجية. وغالباً ماتُحدِثْ العوامل البيئية تأثيراتها من خلال استحثاث عمليات أيض الهرمونات وتوزيعها في النبات. كما يمكن اعتبارها عوامل تنظم عمل المورثات في النبات. وهناك خمس مجاميع من منظمات النمو الطبيعية (هرمونات النبات المعروفة) هي:

١- الأكسينات Auxins
٢- الجبريلينات Gibberellins
٣- السايتوكاينينات Cytokinins
٤- حامض الأبسيسيك Abscisic acid (ABA)

٥- الإثيلــــــــــــــــــين Ethylene

هذا فضلاً عن صبغات الفايتوكروم Phytochrome التي تحدث تأثيرات فسيولوجية متباينة. وعموماً يمكن أن يعد كل من ABA والإيثلين مثبطات أو معوقات للنمو، بينما الأكسينات والجبريلينات والسايتوكاينينات هرمونات محفزة للنمو.

مع عدد من المواد التي شخصت حديثاً على أنها منظمات نمو مثل:

أ - عديدة الأمين (بولي أمينات) Polyamines: مثل بيوتريسين Putrescine وسبيرميدين Spermidine وسبيرمين Spermine.

ب - براسينات Brassins أو ستيرويدات براسين Brassinosteroids.

ج - فلوريجين Florigen

د - كومارين Coumarin

هـ - جاسمونات Jasmonates

و - حامض السلسليك Salicylic acid

ز - سيستيمين الببتيد Peptide systemin

الأكسينات Auxins

وهي أولى الهرمونات التي اكتشفت ودرست واستخلصت. وقد أُشتق إسم أكسين Auxin من الكلمة الإغريقية Auxein والتي تعني النمو أو الزيادة to grow والذي أُقترح من قبل مجموعة من العلماء في هولندا والولايات المتحدة الأمريكية في الثلاثينيات من القرن العشرين الميلادي. وفي الحقيقة، إن عملية اكتشاف الأكسينات قد بدأت في أواخر القرن التاسع عشر الميلادي عندما لاحظ تشارلس دارون Charles Darwin وولده فرانسيس Francis ظواهر النمو الخاصة بالانتحاءات Tropisms. وقد استمرت ملاحظات العلماء حتى توضح الكثير من خصائص تلك الهرمونات (شكل ١٥-١)، فضلاً عن التركيب الكيميائي لها حيث شخصت على أنها اندول - ٣ - حامض الخليك (الأستيك) Indole-3-acetic acid، فضلاً عن أُكسينات طبيعية أخرى (شكل ١٥-٢). وإضافة إلى ذلك فإن هناك أُكسينات مقترنة Conjugated auxins أو أُكسينات مقيدة Bound auxins، ويمكن تحديد تلك الأكسينات على أنها أكسينات متحررة من الأنسجة والتي يمكن أن تتعرض للتحلل الإنزيمي أو المائي أو الذاتي Autolysis أو أنها أشكال مخزنة من IAA أو أنها نواتج نزع السمية Detoxification products والتي تكونت في وجود مستويات عالية من IAA (شكل ١٥-٣). وهناك بعض الأُكسينات المصنعة Synthetic auxins والتي تستعمل في الأعمال الزراعية والبستنة كمبيدات أعشاب (شكل ١٥-٤) ذات مفعول مشابه

للأكسينات وبذا يمكن تسميتها كمنظمات النمو غير الطبيعية.

علاقة تركيب الاكسين بفعاليته The Relationship Between Auxin Structure and its Activity

إن طريقة تحديد علاقة التركيب بالفعالية قد بنيت على أساس تجريبي حيث أجريت عمليات اختبارية لمركبات معينة لتحديد نشاطها الأكسيني. غير أنه باستمرار الدراسات والبحوث استطاع العلماء تحديد خصائص الأكسينات والتي لها مواصفات تشابه مواصفات IAA. إن تحديد المتطلبات الجزيئية للنشاط الأكسيني تساعد في فهم الآلية التي عن طريقها يؤثر الأكسين في خلايا النبات. وقد وضعت متطلبات تركيبية عامة للمركبات التي تسلك سلوك الأكسينات وهي:

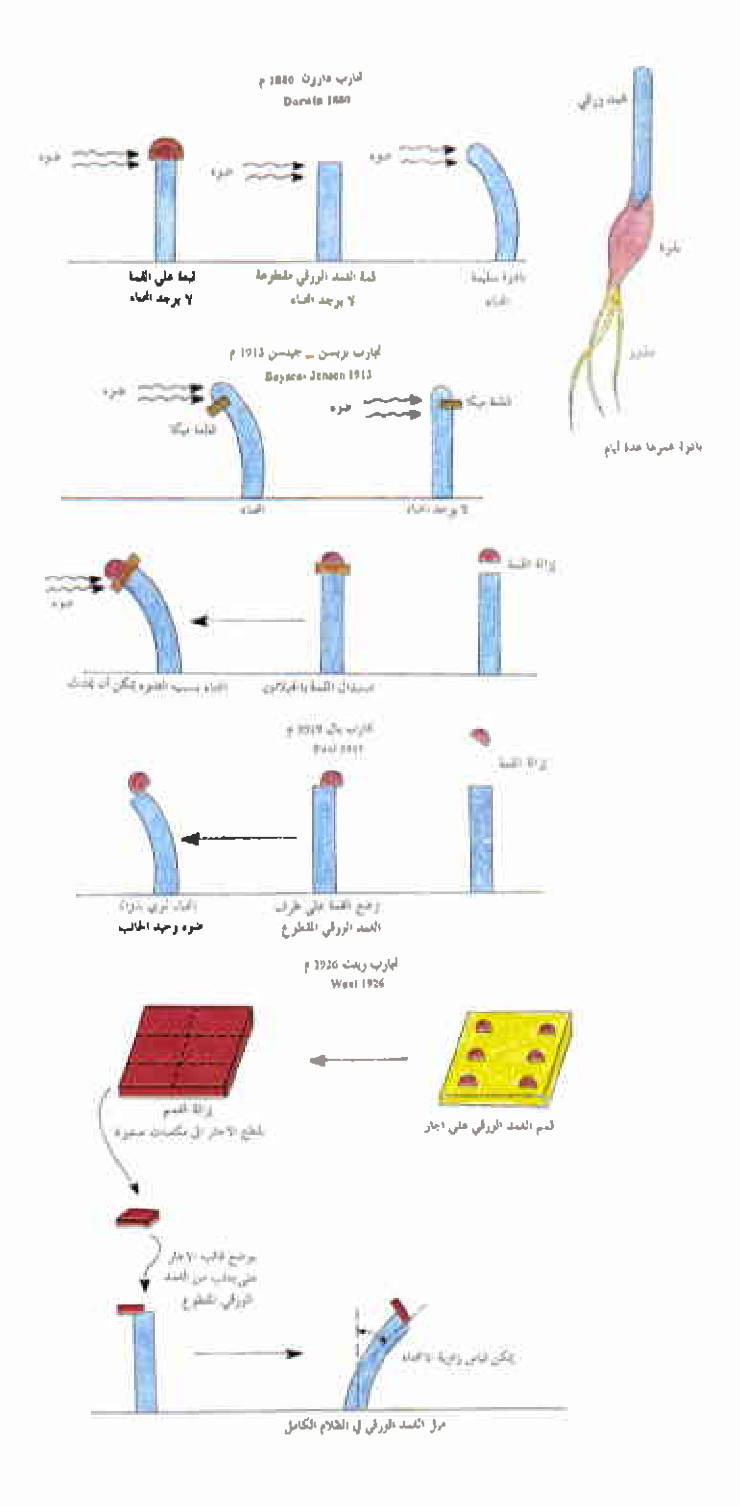
١- نظام حلقي (أروماتي) مع وجود رابطة مزدوجة على الأقل.

٢- سلسلة جانبية تحوي مجموعة كربوكسيل (أو مجموعة تتحول بسهولة إلى مجموعة كربوكسيل) وحذف ذرة كربون واحدة من الحلقة.

٣- وجود ذرة كربون واحدة بين الحلقة ومجموعة الكربوكسيل في السلسلة الجانبية.

٤- علاقة مكانية Spatial relationship بين النظام الحلقي ومجموعة الكربوكسيل حيث وجد أنه عند رقم هيدروجيني pH متعادل فإن هذا المركب يمتلك شحنة سالبة قوية تبعد عن شحنة موجبة ضعيفة على الحلقة بمسافة ٥٥ر. نانومتر (شكل ١٥-٥).

٥- لابد وأن يكون المركب قابل لتكوين رابطة تساهمية Covalent bond عند موقع ما على النظام الحلقي مجاوراً Ortho للسلسلة الجانبية التي تنتهي في المجموعةالكربوكسيلية. وعند افتراض وجود السلسلة الكربوكسيلية الجانبية والموقع المجاور الحر على النظام الحلقي على أنها ضرورية للنشاط، فقد اقترح بأن التفاعل الأساسي للأكسين داخل الخلية يتضمن جزءين من الجزيء هما مجموعة الكربوكسيل في السلسلة الجانبية والموقع المجاور للنظام الحلقي. وهذا أدى إلى افتراض نظرية اتصال بنقطتين Two-point attachment theory للفعل الأكسيني. وقد تصور الباحثون أن هناك رابطة كيميائية تساهمية عند تلك النقطتين بين جزيء الأكسين وبعض المكونات الخلوية مثل البروتين (شكل ١٥-٦). وثمة ملاحظة أخرى وهي أن الاعتقاد السابق كان يؤكد على أهمية وجود حلقة أروماتية للنشاط الأكسيني، غير أنه وجد بأن ثمة مركب ذو نشاط أكسيني ولو أنه ضعيف وبدون حلقة مثل المركب N,N-dimethyl ethylthiocarbamate (شكل ١٥-٧).



شكل (١٥-١)

التجارب التي أجراها العلماء لدراسة خصائص الأكسينات

CH_2-COOH (Indole ring structure)

اندول-3-حامض الخليك (آكسين قوي)

Indole-3-acetic acid

Cl — CH_2-COOH (Indole ring structure)

4-كلورواندول-3-حامض الخليك (آكسين ضعيف)

4- Chloroindole-3-acetic acid

CH_2-COOH (Benzene ring structure)

فينايل حامض الخليك (آكسين ضعيف)

Phenylacetic acid

شكل (١٥-٢)

التركيب الكيمياوي لبعض الأكسينات الطبيعية

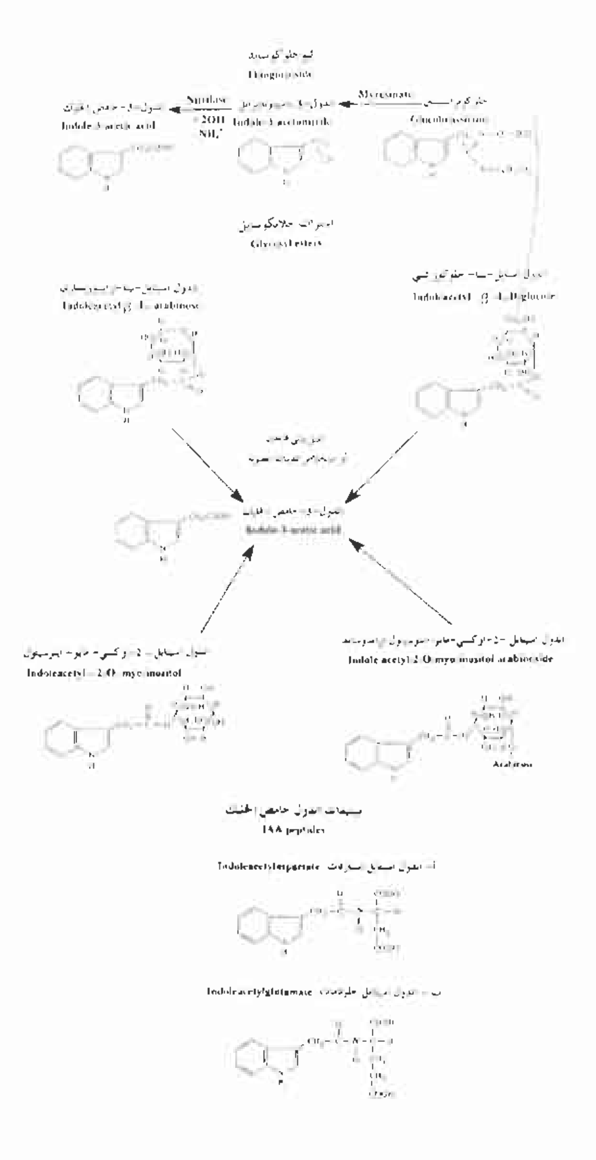
أيض الاكسين Auxin Metabolism

تشمل عمليات أيض الأكسين مايلي:

١- البناء الحيـــــــوي Biosynthesis

٢- تحلل الأكســـين Degradation of auxin

٣- نقل الأكســــــين Auxin transport



شكل (١٥-٣)

الأكسينات المقيدة في النبات

2،4– ثنائي كلوروفينوكسي حامض الخليك
2,4-Dichlorophenoxyacetic acid

اندول – 3–حامض البيوتريك
Indole -3- butyric acid

2–ميثوكسي–3،6–ثنائي كلوروحامض البنزويك
2-Methoxy-3,6-dichlorobenzoic acid

الفا–نفثالين حامض الخليك
α- aphthalene acetic acid

2،4،5–ثلاثي كلوروفينوكسي حامض الخليك
2,4,5-Trichlorophenoxyacetic acid

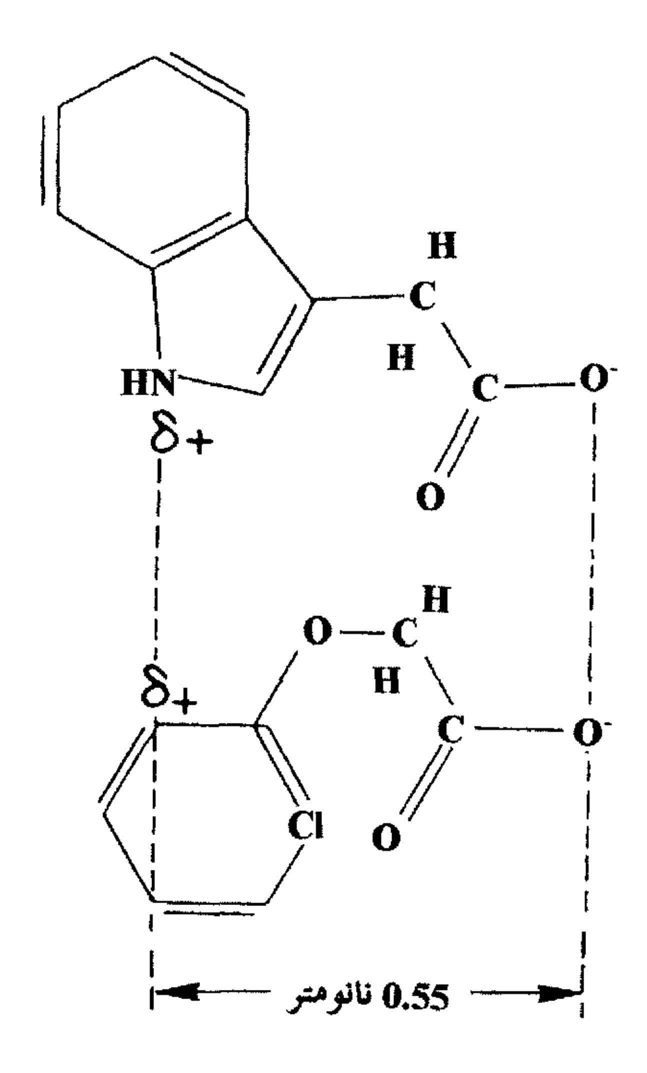
4–امينو–3،5،6–ثلاثي كلوروحامض البيكولينيك
4-Amino-3,5,6-trichloropicolinic acid

شكل (١٥–٤)

الأكسينات المصنعة والتي تستعمل كمبيدات أعشاب

البناء الحيوي Biosynthesis

بالرغم من أن آلية البناء الحيوي للأكسين غير مؤكدة على وجه الدقة، لكن الأكثر قبولاً علمياً هو أنه في معظم النباتات يُبنى الأُكسين من الحامض الأميني تربتوفان Tryptophan. وهناك مجموعة من المسارات التي تقود تربتوفان إلى IAA. وأن المسار الذي يشمل إندول-٣-حامض البايروفيك Indole-3-pyruvic acid واندول-٣-استلدهايد Indole-3-acetaldehyde يوجد في معظم النباتات الراقية. والمسار الذي يضم تربتامين Tryptamine كمركب وسطي يوجد في بعض الأنواع النباتية دون غيرها (شكل ١٥–٨). وثمة مركبات إندولية توجد في النباتات قد تفيد كبادئات لبناء IAA.



شكل (١٥-٥)

العلاقة المكانية بين الشحنة السالبة القوية والشحنة الجزئية الموجبة الضعيفة لبعض الأكسينات الطبيعية والمصنعة. والأكسينات من أعلى:

Indole-3-acetic acid
2,4-Dichlorophenoxy acetic acid

أ

Cl Cl H O=C-C-O H

مستقبل

4،2 – ثنائي كلوروفينوكسي حامض الخليك

فعال– متصل بالموقعين الفعالين للمستقبل

2,4-Dichlorophenoxyacetic acid

ب

Cl H O=C-C-O H Cl

مستقبل

6،2 – ثنائي كلوروفينوكسي حامض الخليك

غير فعال– الموقعان المجاوران للسلسلة مشغولان بذرات كلور

2,6-Dichlorophenoxyacetic acid

ج

Cl Cl H H-C-O H

مستقبل

4،2– ثنائي كلوروأنيسول

غيرفعال– غياب الكربوكسيل في السلسلة الجانبية

2,4-Dichloroanisol

د

Cl Cl CH_3 O=C-C-O CH_3

مستقبل

4،2– ثنائي كلوروفينوكسي ايزو حامض البيوتريك

غير فعال–لايوجد اتصال بين الموقع النشط للمستقبل والموقع الحر المجاور

2,4-Dichlorophenoxy iso-butyric acid

شكل (١٥-٦)

نظرية اتصال بنقطتين لنشاط الأكسين وذلك بمقارنة 2,4-D (أ) مع ثلاثة نظائر غير فعالة (ب، جـ، د)

$$\begin{array}{c} \quad\quad\quad S \\ \quad\quad\quad \| \\ CH_3 \searrow N - C - O - CH - COOH \\ CH_3 \nearrow \end{array}$$

N,N– ثنائي ميثايل ايثايل ثايوكاربامات

N,N-Dimethylethylthiocarbamate

شكل (١٥-٧)

المركب ذو نشاط أكسيني ضعيف يفتقد إلى الحلقة الأروماتية (العطرية)

وبصورة عامة فإن البناء الحيوي لـ IAA في النباتات مرتبط مع مواقع للانقسام الخلوي السريع وخصوصاً في الأغصان. فالأنسجة الإنشائية القمية للأغصان والأوراق الغضة والثمار النامية هي مواقع ابتدائية لبناء IAA. وبالرغم من أن الأُكسين قد يُنتَجْ في الأوراق مكتملة النمو وفي أطراف الجذور فإن مستوياتها عادة تكون منخفضة في تلك الأعضاء.

تحلل الاكسين Degradation of IAA

تنظم مستويات الأُكسين في أنسجة النبات من خلال معدلات البناء والتحلل. وهناك نوعان من التفاعلات التي تنظم مستويات IAA وهي:

١- التفاعلات الإنزيمية Enzymatic reactions

٢- الأكسدة الضوئية Photooxidation

التفاعلات الإنزيمية Enzymatic Reactions

ويُطلق عليها الأكسدة الإنزيمية، حيث تحوي نباتات عديدة إنزيمات أو نظام إنزيمي يُعرف بـ IAA-oxidase والذي يسهل تحلل IAA ويتزامن مع تحرير CO_2 واستهلاك O_2. ويمكن القول بأن إنزيم IAA-oxidase هو بمثابة إنزيم Peroxidase يعمل عمل إنزيم Oxidase. وهذا الإنزيم مستقل جزئياً على الأقل عن بيروكسيد الهيدروجين الخارجي. وقد يكون ذلك بسبب حمله لنظام يقوم بإنتاج البيروكسيد وهذا يكون بشكل شوائب أو مجموعة

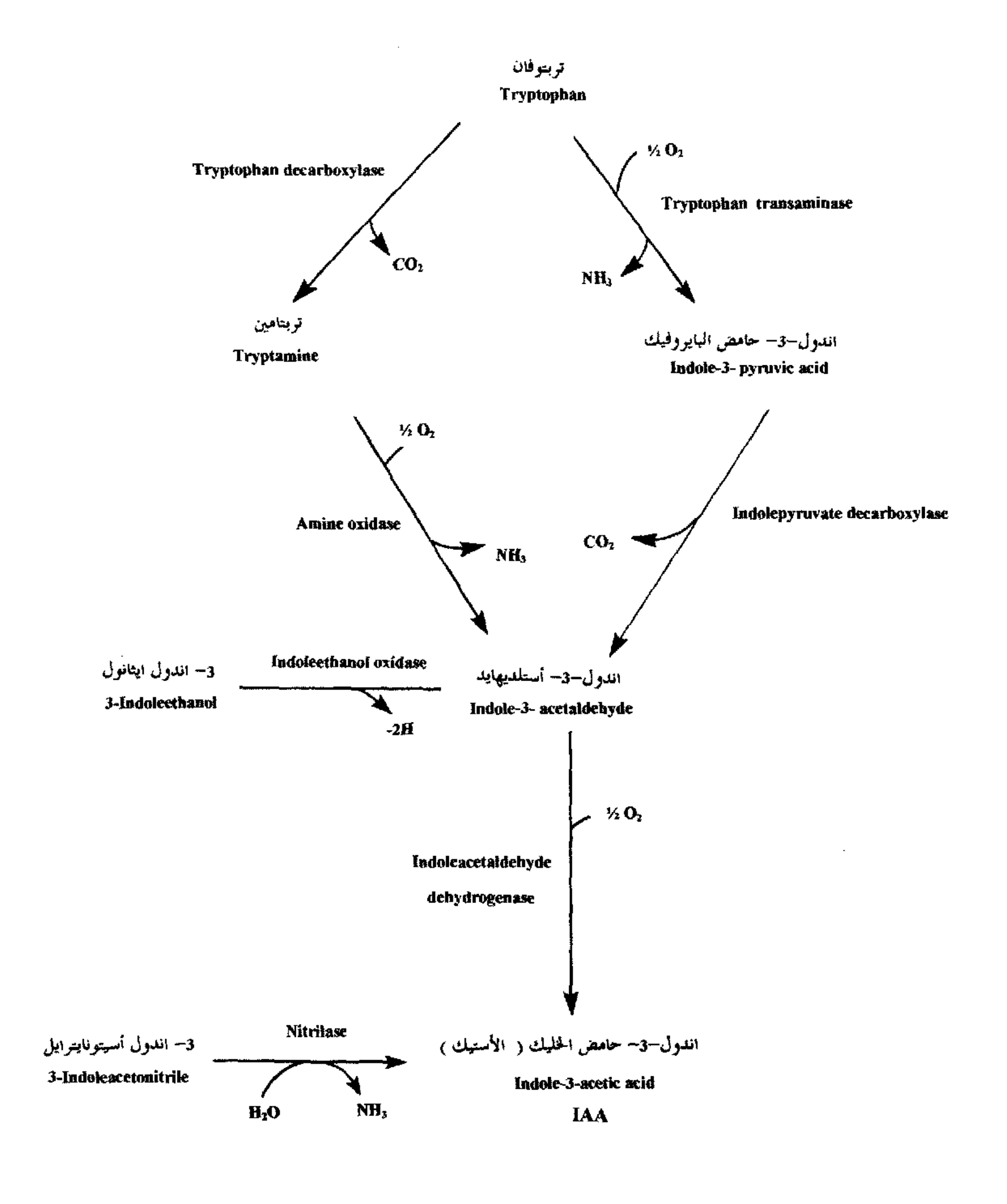
فلافين Flavin group مرتبطة. وبصورة عامة فإن الدراسات المختبرية أوضحت بأن ١ر٠ جزيء من H_2O_2 الخارجي مطلوب لأكسدة جزيء من IAA، لكن عملية الاستفادة من H_2O_2 (Peroxidation) بمعناها المحدد أي بوجود H_2O_2 بمعزل عن O_2 لا تحصل فهناك امتصاص جزيء O_2 وتحرير جزيء CO_2 من مجموعة كربوكسيل الخاص بـ IAA. ونواتج الأكسد عادة تكون 3-Methylene-oxindole وأحياناً Indolealdehyde (شكل ١٥-٩). والمادة الثانية الناتجة من أكسدة IAA يتشجع إنتاجها بوجود تركيز عالي من الأكسين وبوجود السايتوكرومات وإنزيم Cytochtome oxidase. ومن الجدير بالملاحظة أن تحلل IAA بهذه التفاعلات قد تأيدت بملاحظات أهمها:

١- زيادة نشاط إنزيم IAA-oxidase مع تقدم عمر الأنسجة.

٢- هناك علاقة عكسية بين معدل النمو ومحتوى IAA-oxidase في مختلف أعضاء النبات.

٣- تحوي أنسجة الجذور تركيز منخفض من IAA ونشاط عالي من IAA-oxidase.

وحديثاً وجد أن هناك مسارات أخرى لا تنطوي على عملية نزع كربون Non-decarboxylation pathways حيث تجري عمليات تحلل لـ IAA إلى أكسيندول -٣- حامض الخليك Oxindole - 3-acetic acid والتي جزءاً منها عمليات اقتران Conjugation ولمزيد من التفاصيل يمكن الرجوع إلى (Taiz and Zeiger, 1998)



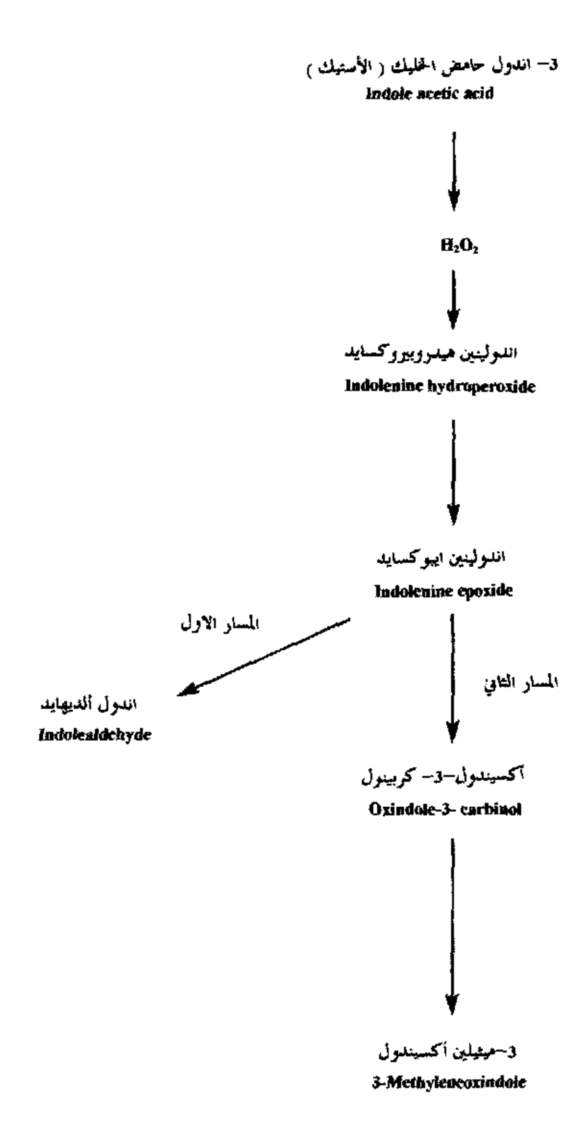
شكل (١٥-٨)

المسارات الحيوية الرئيسية لبناء IAA

٢- الاكسدة الضوئية Photooxidation

بالرغم من أن تفاعلات الأكسدة الضوئية مختلفة عن تلك الخاصة بالأكسدة الإنزيمية فإن نواتج تلك التفاعلات في الحالتين متماثلة والتي تنتهي بإنتاج 3-Methyleneoxindole و 3-Indolealdehyde . وتتطلب العملية جرعات ضوئية عالية غير أن العملية لاتنطوي على ظاهرة الانتحاء الضوئي أو أية ظاهرة فسيولوجية أخرى. وقد كُشف النقاب في وقت مبكر بأن IAA في محلول مائي يمكن أن يتحلل بسرعة إذا تُرك معرضاً للضوء، ووجد أن هذه العملية تتعجل بسرعة بوجود الصبغات الطبيعية والمصنعة مثل رايبوفلافين Riboflavin وفيولازانثين Violaxanthin والأيوسين Eosin والتي توجد بكميات كبيرة حيث تقوم بامتصاص الضوء في المنطقة الزرقاء من الطيف والتي توفر طاقة لأكسدة IAA. وأن نواتج الأكسدة الضوئية قد عُزلت من النباتات لكن المسارات الحيوية ودور هذه العملية في تنظيم نمو النبات لم تعرف بعد.

ومن جانب آخر فقد ذكرت بعض المراجع بأنه يمكن تثبيط نشاط IAA بواسطة الإشعاع المؤين Ionizing radiation عندما يُعرَّضْ IAA إلى الأشعة السينية X-ray أو أشعة جاما Gamma ray ، ويمكن أن يُعزى ذلك إلى عملية أكسدة بوجود بيروكسيد الهيدروجين H_2O_2 المتكون خلال التشعيع. وقد أُقترح بأن التأثير الأعظم للإشعاع المؤين على أيض IAA ربما يرجع إلى التأثير المدمر للتشعيع على النظام الإنزيمي الذي يُحوِّل تربتوفان إلى IAA. كذلك فإن الأشعة فوق البنفسجية Ultraviolet تسبب تثبيط نشاط وفعالية IAA ذلك أن التركيب الحلقي لـ IAA يمتص تلك الأشعة.



شكل (١٥-٩)

أكسدة IAA بوجود إنزيم IAA-oxidase.

التفاعلات تحتاج O_2 و ١ر٠ جزيء H_2O_2 والمنغنيز عامل مساعد (يتحرر CO_2 ويتكون الماء)

انتقال الاكسين Auxin Transport

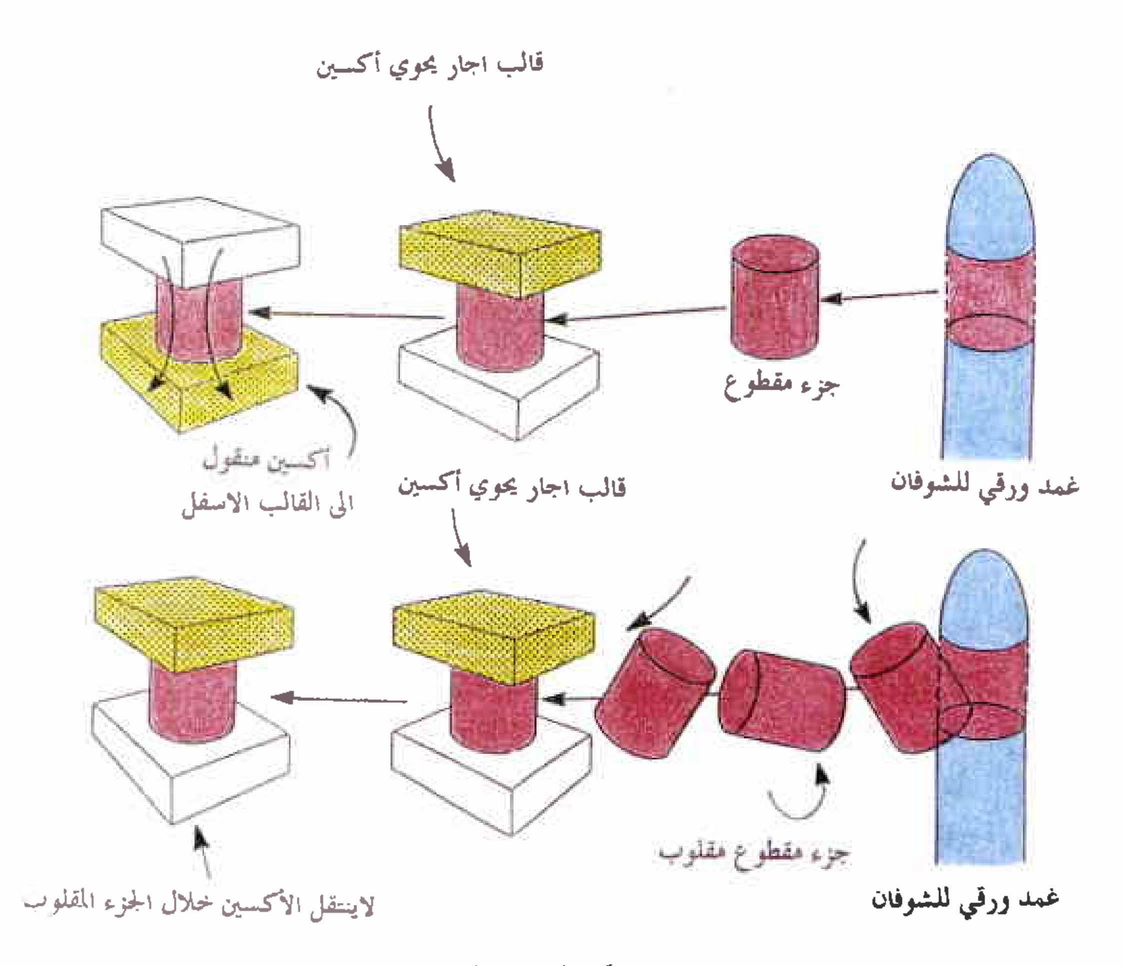
كان واضحاً منذ وقت مبكر بأن معظم الكمية المتحركة من الأُكسين كانت بطريقة مستقطبة، حيث أن دلالات الاستجابات النموية مثل السيادة القمية Apical dominance والانتحاءات Tropisms تشير بشكل واضح إلى قطبية الحركة ذلك أن اتجاه حركة الأُكسين يكون في معظمه وحيد الاتجاه. وقد أجريت تجارب عديدة لهذا الغرض فقد قام Went

(١٩٣٢) بمجموعة من الأبحاث على قِطَعٍ من الأغماد الورقية للشوفان *Avena* (شكل ١٥-١٠). وقد أُستبعدت عملية النقل وفق الآلية غير المستقطبة السلبية عبر اللحاء. وهناك نوعان من النقل بالمستقطب هما:

١- قاعدي الاستقطاب Basipetal polar: وهي الحركة التي تتم من القمة إلى القاعدة.

٢- قمي الاستقطاب Acropetal polar: وهي الحركة التي تتم من القاعدة إلى القمة.

إن حركة الأُكسين الداخلي في الأغصان تكون بشكل سائد قاعدية الاستقطاب، وتحصل هذه الحركة في كافة أجزاء المجموع الخضري. وهذا يعني أن كافة الأنسجة النباتية سواءً كانت بارنشيمية أو وعائية بمقدورها أن تنقل الأُكسين قطبياً. وهناك بعض الملاحظات التي تؤكد أن حركة الأُكسين في الأغصان قد تكون قمية الاستقطاب، بالرغم من أن هذه الحركة تشكل نسبة قليلة جداً من الحركة قاعدية الاستقطاب.



شكل (١٥-١٠)

تجارب Went لتوضيح النقل المستقطب لـ IAA في أجزاء مفصولة من الغمد الورقي لنبات الشوفان

أما حركة الأُكسين في الجذور فقد وجد أنها قمية الاستقطاب حيث وجد أنها باتجاه طرف الجذر وقد تعزز ذلك باستخدام النظائر المشعة. فعندما أُستعمل IAA مشع Labelled IAA في المجموع الخضري فقد وصل الإشعاع إلى الجذور ولكن لايُعرف بالضبط مقدار الأكسين الطبيعي في الجذور المنقول من السيقان.

آلية النقل المستقطب Mechanism of Polar Transport

اكتنف الغموض آلية النقل المستقطب لفترة ليست قصيرة، غير أن هناك اتفاق بخصوص أسس عملية النقل على أنها عملية نشطة وتحتاج إلى صرف طاقة وذلك للأسباب الآتية:

١- تحصل بسرعة بحيث لايمكن تفسيرها على أساس الانتشار الفيزيائي البسيط.

٢- باستخدام مثبطات بناء ATP مثل المركب داي نايترو فينول Dinitrophenol (DNP) الذي يثبط عملية النقل المستقطب للأكسين أيضاً.

٣- التنفس الهوائي ضروري لاستمرار النقل المستقطب.

٤- إن سرعة الحركة الأُكسينية تكون بحد أقصى عند درجات الحرارة المناسبة للنشاط الإنزيمي (٢٠ - ٣٠° م).

٥- ينتقل الأُكسين بطريقة مستقطبة ضد التدرج بالتركيز.

وقد وضع Goldsmith (١٩٧٧) نموذج كيموأزموزي Chemiosmotic model لنقل IAA. وتستند هذه النظرية على المبادىء الآتية:

١- تقوم خلايا النبات بصرف طاقة حيوية للحفاظ على تدرج لتركيز أيون الهيدروجين pH حيث خارج الخلية أكثر حموضة والجهد الكهربائي موجب مقارنة مع داخل الخلية.

٢- امتصاص IAA من قبل خلايا النبات يزداد بهبوط pH في المنطقة خارج الخلية Extracellular pH. وبما أن ثابت التأين لـ IAA (pka) هو 4.75، فإن نسبة كبيرة من IAA في الوسط الحامضي (pH يساوي ٥ أو أقل) تكون بشكل IAA H حيث ترتبط مجموعة الكربوكسيل ببروتون Protonated.

٣- IAAH محب للدهون لدرجة كبيرة بمعنى أنه يعبر الطبقة الدهنية المزدوجة بسهولة. وعلى افتراض أن محلول المنطقة الخاصة بالجدار Apoplast حامضية، فإن IAAH يمر من منطقة الجدار إلى السايتوسول.

٤- وعند وصول IAAH إلى السايتوسول فإنه يتحلل إلى IAA^- ذلك أن pH السايتوسول متعادل. ويميل الأُكسين للتراكم داخل الخلية ذلك أن الغشاء أقل

نفاذية لـ IAA^- مما لـ IAAH، إذا كان النقل عبر الطبقة الدهنية للغشاء.

٥- ينتقل IAA^- عبر الغشاء البلازمي بوساطة ناقل خاص بروتيني الخصائص يوجد في الغشاء البلازمي في النهاية القاعدية للخلايا.

ويوضح الشكل (١٥-١١) مخططاً افتراضياً للنقل المستقطب للأكسين. إن هذه الأفكار قد تأيدت بدراسات حديثة باستعمال أجسام مضادة وحيدة النسيلة Monoclonal antibodies مقابل بروتينات نقل خاص بـ IAA^- Auxin - anion transport والذي لايتسع المجال هنا لتوضيح تقنيتها غير أنه يمكن الرجوع إلى مجالها في العلوم الأخرى (التقنيات الحيوية Biotechnology وبيولوجية الخلية Cell Biology والبيولوجي الجزيئي Molecular Biology) لتفاصيل هذه التقنية.

التأثيرات الفسيولوجية للأكسين Physiological Effects of Auxin

للأكسينات تأثيرات متباينة على نمو النبات وتشكله Morphogenesis. فهي تحفز النمو الطولي للسيقان والأغماد الورقية لكنها يمكن أن تثبط استطالة الجذور. كما أنها تحفز الانقسام الخلوي في السيقان ولكنها قد تثبط الانقسام الخلوي في البراعم الجانبية. كما قد يعتمد نمو الثمار على وجود الأكسين. وفي الحقيقة بأن التأثيرات المتباينة للأكسينات تعتمد على عدد من العوامل:

١- مرحلة نمو النسيج أو العضو

٢- تركيز الأكسين

٣- نوع الأكسين إذا كان طبيعياً أو مصنعاً.

٤- وجود هرمونات نمو أخرى.

٥- حالة الأنسجة إذا كانت متصلة Intact أو منفصلة Excised.

وفيما يلي أهم التأثيرات الفسيولوجية المختلفة للأكسينات:

أ - استحثاث الاستطالة الخلوية في السيقان والأغماد الورقية.

ب - الانتحاءات الضوئية والأرضية.

ج - تنظيم النمو في المجموع الجذري والأوراق.

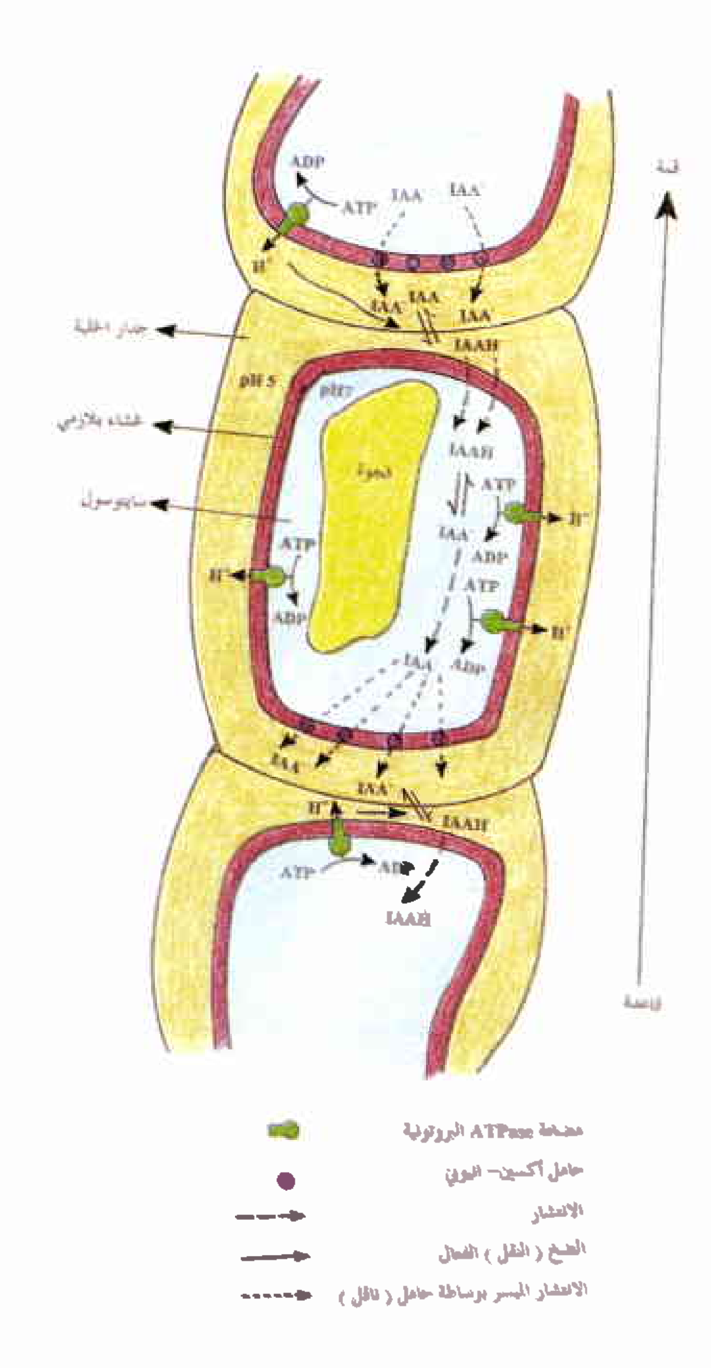
د - السيادة القمية وتنظيم نمو البراعم الجانبية

هـ - تشجيع تكوين الجذور الجانبية

و - تأخير سقوط الأوراق

ز - تنظيم تكوين الثمار

ح - الاستعمالات التجارية



شكل (١٥-١١)

مخطط افتراضي للنقل المستقطب للأكسين

(نموذج كيموأزموزي)

ولأهمية التأثيرات على الاستطالة الخلوية والانحناءات ستكرس المناقشة الآتية لهذا الغرض.

استحثاث الاستطالة الخلوية Induction of Cell Elongation

وجد أن الأكسينات يمكن أن تستحث النمو الطولي بتركيزات محصورة بين 10^{-5} – 10^{-6} مولار، وأكثر من هذا المدى من شأنه أن يثبط النمو. وقد عزيَ هذا التأثيرإلى إنتاج هرمون الإثيلين الذي يوقف النمو الطولي. فقد وجد أن الأكسين بتركيزات معينة من شأنه أن يثبط النمو الطولي بطريقة تشبه تأثير الإثيلين حيث يمكن للأكسين أن يعجل بناء الإثيلين من خلال الإسراع في تحويل S-Adenosylmethionine (SAM) إلى 1-Amino-Cyclopropane-1-carboxylic acid (ACC). ويؤثر الأكسين بتركيزات مثالية في حث الاتساع الخلوي من خلال تأثيره على عدد من المعايير الفيزيوحيوية التي تشمل الخصائص الميكانيكية للجدار الخلوي وجهد الضغط والجهد الأزموزي ونفاذية الماء. وقد وضعت علاقة رياضية توضح علاقة معدل النمو مع تمدد الجدار m والتوصيل الهيدروليكي النسبي L للخلية والجهد الأزموزي Ψs والضغط الابتدائي Y:

$$\text{(معدل النمو) Growth Rate} = \frac{Lm}{L + m} (\Psi s - Y) \quad *$$

وتُظهر هذه المعادلة أن معدل النمو قد يتأثر بمعايير تسيطر على امتصاص الماء (Ψs, L) كما قد يتأثر بمعايير تسيطر على اتساع الجدار غير العكسي (Y, m). فإن أي منبه أو مؤثر على النمو لابد وأن يؤثر في واحد أو أكثر من تلك المعايير. وتدل الدراسات أن الأكسين يزيد النمو بزيادة قيمة تمدد الجدار m (بزيادة ارتخاء وليونة الجدار) Loosening. وأن تأثير الأكسين لايرتبط مباشرة بالجدار الخلوي ولكنه يؤثر في الغشاء البلازمي أو داخل الخلية. وهذا يعني بأنه استجابة لـ IAA فإن خلايا النبات يجب أن تفرز عامل ليونة جدار Wall-Loosening Factor (WLF) الذي يشجع تمدد الجدار. ويعد البروتون H^+ عامل الليونة المرشح لهذا الدور، وبالتالي وضعت نظرية النمو الحامضي Acid-growth theory لتوضيح استطالة الخلية النباتية المستحثة بالأكسين. وتبعاً لهذه النظرية فإن الأكسين يسبب ضخ البروتونات بطريقة نشطة إلى منطقة جدار الخلية تحت وساطة مضخة ATPase البروتونية ونتيجة لذلك ينقص pH وهذا من شأنه أن يؤدي إلى تحفيز إنزيمات ليونة الجدار التي تعمل على حل روابط الجدار وزيادة تمدد الجدار

* هذه المعادلة من اشتقاقات المعادلة GR = m (P-Y) الموضحة في الفصل الرابع عشر

(شكل ١٥-١٢). إن تحميض الجدار ضروري لعملية الاتساع الخلوي وقد تأيد ذلك باستخدام الأحماض أو أية مركبات تستحث إفراز البروتونات التي تؤدي إلى اتساع جزئي للخلية. ولكن تحميض الجدار الخلوي ليس كافياً لوحده في عملية استحثاث استطالة الخلية، حيث لابد للأكسين أن يؤثر في عوامل مهمة أخرى:

١- امتصاص وتوليد ذائبات أزموزية.

٢- الحفاظ على تركيب الجدار الخلوي.

٣- التأثير في التوصيل الهيدروليكي للغشاء الخلوي.

وبالرغم من عدم وضوح تأثير الأُكسين في تلك العوامل، فإن الأُكسين يزيد من امتصاص ذائبات معينة وقد يكون ذلك من خلال تحفيز مضخة ATPase البروتونية وهي القوة المحركة لامتصاص الذائبات. وبهذه الطريقة فإن تراكم الذائبات يجاري الاستطالة الخلوية المستحثة بالأكسين. كما يساعد في الحفاظ على قدرة ليونة الجدار الخلوي وذلك بإفراز مادة جدار جديدة. ويقوم الأُكسين بزيادة نشاط بعض الإنزيمات المشمولة في بناء مركبات عديدة السكريات الخاصة بالجدار، كما أنه يستحث بناء بروتينات الجدار الخلوي المطلوبة للنمو. وإن دور الأُكسين في حث عملية الاتساع الخلوي تتأتى أيضاً من خلال التأثير في العلاقات المائية للخلية إضافة إلى ماسبق. وأن هبوط الجهد المائي للخلية المتأثرة بالأُكسين يكون بسبب هبوط الجهد الأزموزي أو نقص جهد الضغط. وفيما يلي أهم الأحداث المتعاقبة:

١- تزداد ليونة الجدار بفعل الأُكسين، وعليه تقل مقاومة الجدار للتمدد.

٢- هبوط جهد الضغط.

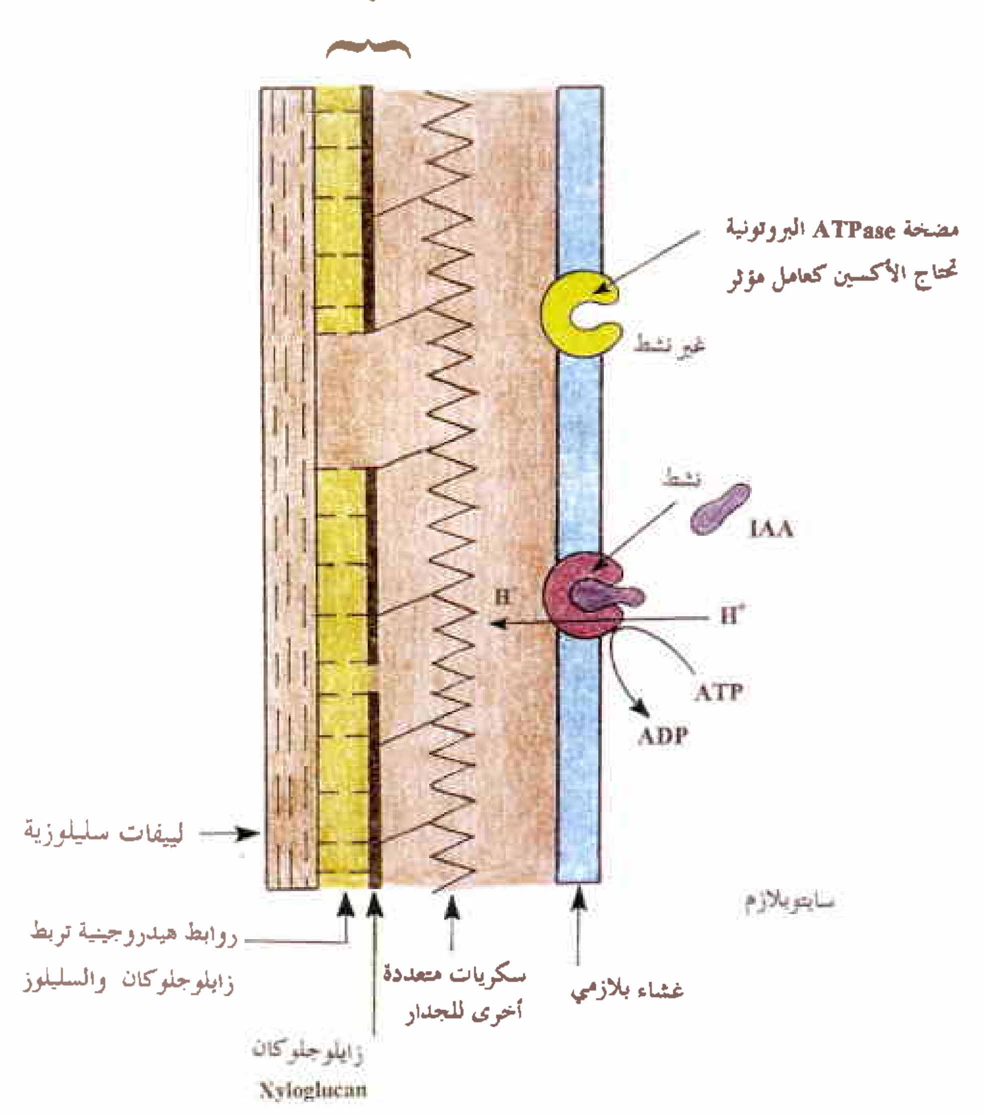
٣- دخول الماء بسبب الفرق في الجهد المائي بين داخل وخارج الخلية.

٤- ازدياد حجم الخلية وتمدد الجدار بطريقة غير عكسية.

٥- لابد من تثبيت الحجم الجديد للخلية وذلك بتحفيز بناء مادة جدار جديدة فضلاً عن تثبيت الروابط في مواقع جديدة.

الانتحاءات Tropisms

قد تقوم الأُكسينات بدور مهم في تأثيرات الضوء والجاذبية على نمو النبات وتوجيه النبات بطريقة معينة استجابة للبيئة. فعلى سبيل المثال، النبات الموضوع في شباك المنزل والمواجه لضوء الشمس يميل بنموه باتجاه ذلك المصدر، وكذلك فالنبات الموضوع موازياً سطح الأرض يتجه بنموه إلى أعلى. وعند دراسة نمو الجذور في الحالتين يمكن



شكل (١٥-١٢)

مخطط افتراضي لفعل الأكسين IAA كعامل مؤثر في مضخة بروتونية مرتبطة بالغشاء

[Membrane - bound proton (H^+) pump]

يمكن التصور بأن ATPase موجود في الغشاء ويضخ البروتونات من السايتوبلازم إلى الجدار

بوجود IAA ضخاً نشطاً. وبذا تقوم البروتونات بحل الروابط الهيدروجينية التي تربط مختلف مكونات الجدار

(Wareing and Phillips, 1978)

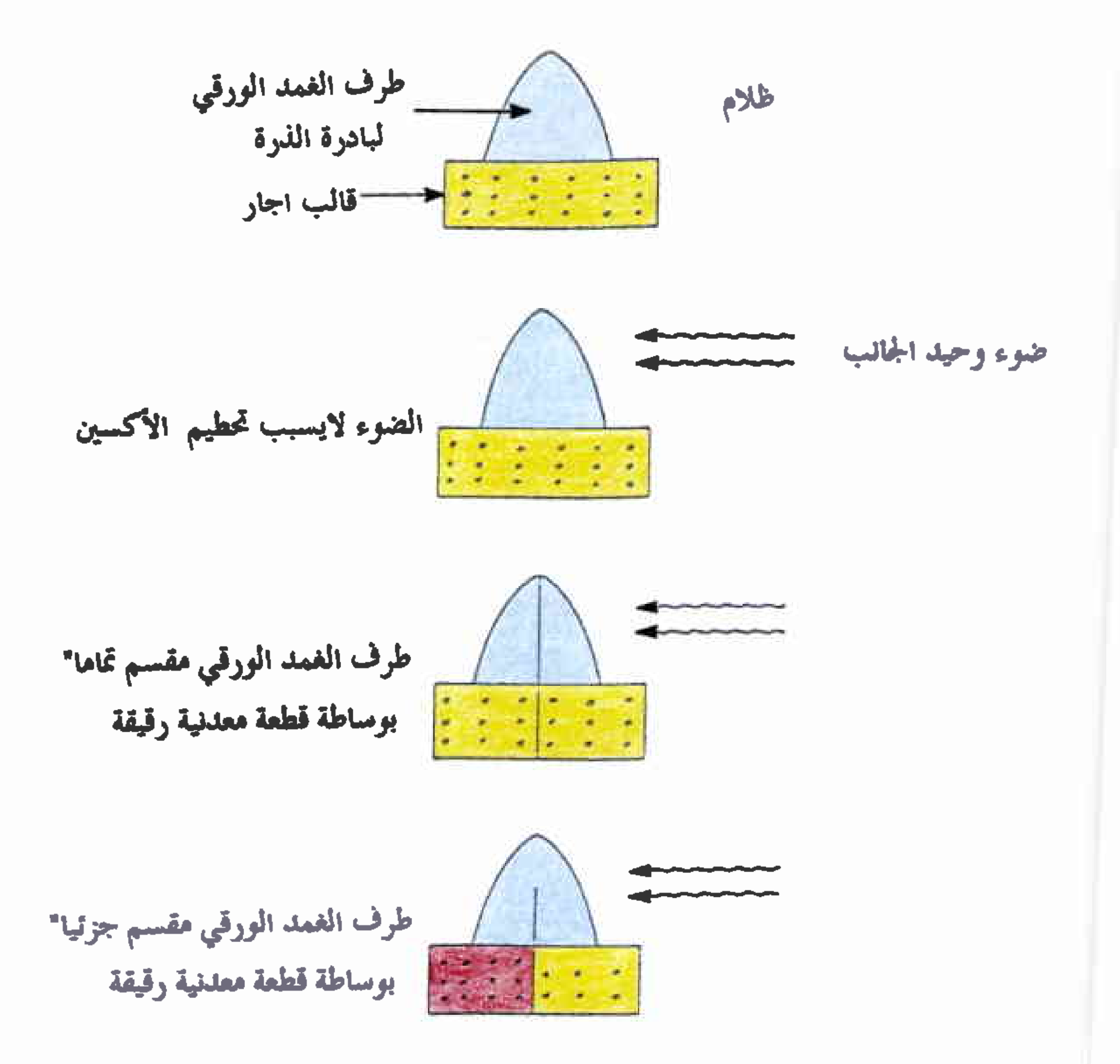
ملاحظة ابتعاد الجذور عن مصدر الضوء في الحالة الأولى واتجاه نمو الجذور إلى مركز

الأرض في الحالة الثانية. وتسمى استجابة النبات للضوء بالانتحاء الضوئي Phototropism واستجابة النبات للجاذبية الأرضية بالانتحاء الأرضي Gravitropism أو Geotropism. ويوصف نمو الجزء الخضري استجابة للضوء بالانتحاء الضوئي الموجب Positive phototropism ونمو الجذور استجابة للضوء بالانتحاء الضوئي السالب Negative phototropism. ومن جانب آخر يوصف نمو الجذور استجابة للجاذبية الأرضية بالانتحاء الأرضي الموجب Positive gravitropism ونمو الجزء الخضري استجابة للجاذبية الأرضية بالانتحاء الأرضي السالب Negative gravitropism.

الانتحاء الضوئي Phototropism

تشير الدراسات الحديثة أن طرف الغمد الورقي Coleoptile هو موقع تحسس الضوء. وأن الطول الموجي المحصور بين ٤٢٠ - ٤٨٠ نانومتر (الطيف الأزرق) وكذلك الطول الموجي المحصور بين ٣٤٠ - ٣٨٠ نانومتر (الطيف فوق البنفسجي) هي الأكثر تأثيراً في عملية الانتحاء الضوئي الموجب. وهناك عدد من الاستجابات المشابهة في النباتات والفطريات والتي تسمى بمجموعها استجابات الضوء الأزرق Blue-light responses. وهناك دراسات مكثفة حول طبيعة المادة التي تقوم بامتصاص الضوء وبالرغم من أن هناك اعتقاد بأن أكثر من مستقبل للضوء الأزرق مسؤول عن الاستجابة لكن ثمة أدلة محدودة ترجح فلافوبروتين Flavoprotein مع سايتوكروم نوع-ب B-type cytochrome في الأغشية البلازمية، والذي يساعد فلافوبروتين لاختزاله عند امتصاص الضوء عند الطول الموجي المناسب.

وتبعاً للدراسات المبكرة فإن المحفزات الضوئية تؤدي إلى توزيع غير متساوٍ على جوانب طرف الغمد الورقي حيث هناك تركيز عالي من الأُكسين على الجانب المعتم. وهذا الوضع يؤدي إلى عدم انتظام النمو مما يؤدي إلى نمو الغمد الورقي باتجاه الضوء حيث أن الجانب المعتم ينمو أسرع من الجانب المضاء. وأن عدم التوزيع المتساوي للأُكسين يمكن تفسيره على أساس النقل الجانبي للأُكسين في منطقة قمة الساق (شكل ١٥-١٣) ولايبدو أن ذلك بسبب الأكسدة الضوئية Photooxidation في الجانب المعرض للضوء أو بزيادة بناء الأُكسين في الجانب المعتم. وقد أكدت التجارب أن الأُكسين ينتقل جانبياً استجابة للضوء من جانب واحد.



شكل (١٥-١٣)

تجارب توضح التوزيع الجانبي للأكسين بفعل الضوء من جانب واحد من الغمد الورقي لبادرة الذرة
(Taiz and Zeiger, 1998)

وإضافة إلى ذلك فهناك تعقيدات أخرى في استجابة الأغصان والأوراق والجذور حيث أن مواقع التحسس قد تشمل نوعان مختلفان من المستقبلات الضوئية، مستقبل للضوء الأزرق والفايتوكروم (يمتص الضوء الأحمر). وبالرغم من أن الضوء الأزرق والضوء الأحمر يقومان بتثبيط استطالة الساق والجذور فإن طبيعة دورهما في الاستجابات الانتحائية الضوئية لازالت قيد البحث العلمي.

الانتحاء الأرضي Gravitropism

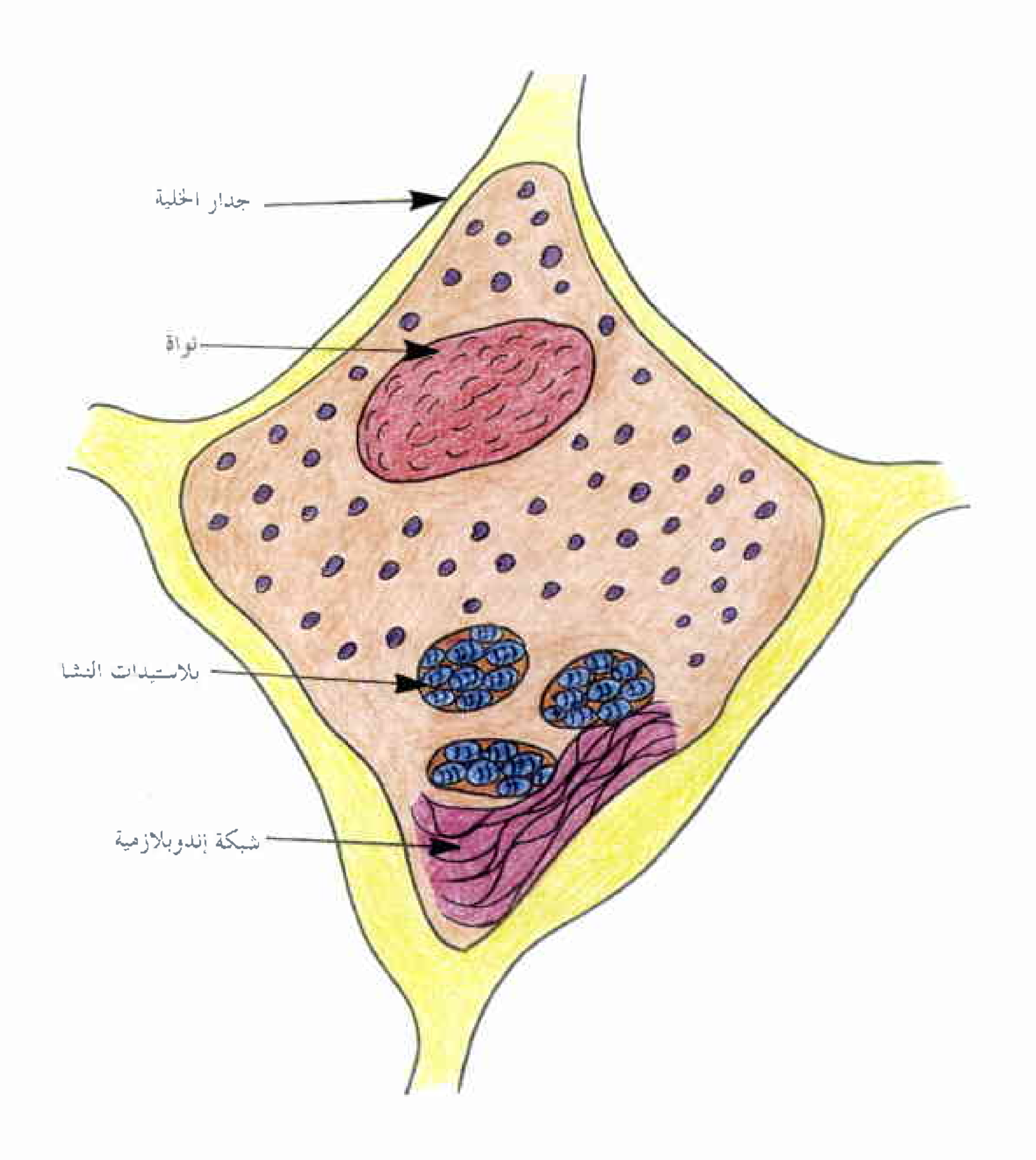
إن ظاهرة الانتحاء الأرضي السالب في الأغصان ناتجة عن زيادة معدل النمو على الجانب السفلي لطرف الغصن الموضوع أفقياً ونقص في نمو الجانب العلوي. إن التوزيع الجانبي غير المتساوي للأُكسين هو السبب في ذلك، وقد تأكد ذلك في تجارب استعملت بها النظائر المشعة فضلاً عن تقنيات أخرى. ويتضمن موقع تحسس الجاذبية حركة أجسام حرة في الخلية تسمى ستاتوليثات Statoliths (مفردها ستاتوليث) توجد في خلايا معينة حساسة للجاذبية تسمى ستاتوسايت Statocyte. ومن المحتمل أن تكون تلك الأجسام عبارة عن حبيبات نشويه في بلاستيدات النشا Amyloplasts، وهذه تستقر في الجزء السفلي من الخلية ومتصلة مع الشبكة الإندوبلازمية بالقرب من الأغشية البلازمية والتي توجه نقل الأكسين (شكل ١٥-١٤). وهناك بعض الأدلة بأن ضغط بلاستيدات النشا على الأغشية البلازمية يؤثر في الجهد الكهربائي عبر الخلايا المحفَّزة بالجاذبية وبالتالي فإن الأُكسين ينتقل جانبياً. وثمة نظريات أخرى لتوزيع الأُكسين وفق مبدأ التحفز بالجاذبية:

١- تحفيز تحول الأُكسين المقيد إلى أكسين حر على الجانب السفلي من الأغماد الورقية.

٢- تحرر الأُكسين الحر من المواقع بين الخلايا.

٣- زيادة نقل الأُكسين من الاسطوانة الوعائية إلى القشرة على الجانب السفلي. ومن الجدير بالذكر بأن مستويات عالية من الأُكسين توجد في الاسطوانة الوعائية مقارنة مع القشرة.

وإضافة إلى عدم التوزيع المنتظم للأُكسين فإن التحفيز بالجاذبية الأرضية قد يؤدي إلى تراكم الكالسيوم على الجانب العلوي للغمد الورقي مما يضخم الحالة التثبيطية للجانب العلوي مقارنة مع الجانب السفلي ذلك أن الكالسيوم يقلل تمدد الجدر الخلوية، هذا فضلاً عن أن التوزيع غير المتساوي للأُكسين من شأنه أن يقيم تدرج في pH غير متماثل عبر الغصن حيث الجزء السفلي أكثر حموضة. ومن جانب آخر فإن موقع انحناء الجذور استجابة للجاذبية الأرضية يقع في منطقة الاستطالة لطرف الجذر حيث



شكل (١٥-١٤)

خلية ستاتوسايت Statocyte موجودة في قلنسوة جذر ابتدائي لنبات *Lepidium*. تلاحظ بلاستيدات النشا مستقرة على الشبكة الإندوبلازمية أسفل الخلية

(Taiz and Zeiger, 1998)

يزداد النمو في المنطقة العلوية للجذر الموضوع أفقياً وهذا عكس مايحصل في الأغصان. وقد فُسِّرَ ذلك على أن الأُكسين يُبنى في أو يتحرر من طرف الجذر ويعاد توزيعه جانبياً باتجاه الجانب السفلي عندما يوضع الجذر أفقياً. وتراكم الأُكسين في الجانب السفلي من شأنه أن يثبط النمو في هذه المنطقة، بينما يحصل العكس في الجانب العلوي حيث

تركيز الأكسين مثالياً للنمو مما يؤدي إلى انحناء الجذر في نموه باتجاه الأرض (شكل ١٥-١٥).

وقد وضعت بعض الأفكار المستندة على دراسات في الثمانينيات من القرن العشرين الميلادي حيث كان هناك من يعتقد بدور لـ ABA الذي يُفرز من طرف الجذر، وثمة ملاحظات قد أكدت أن المستويات العالية من IAA قد تساعد في إبقاء مستويات عالية من ABA وبالتالي تثبيط نمو المنطقة التي يتواجد بها، أو أن الكالسيوم يشترك في هذه الآلية وذلك بوجود أدلة قوية على ذلك. فقد وجد أن معاملة جانب من طرف الجذر بقالب آجار يحوي أيون كالسيوم فإن نمو ذلك الجانب يُثبط مما يعجل نمو الجذر في الجانب الآخر. وثمة ملاحظة أخرى فقد وجد أن الكالسيوم يتراكم بمعية الأكسين في الجزء الأسفل من طرف الجذر، عند وضع الجذر أفقياً، وهذا من شأنه أن يعيق نمو تلك المنطقة وتسهيل نمو الجانب الآخر.

آلية الفعل الاكسيني The Mechanism of Auxin Action

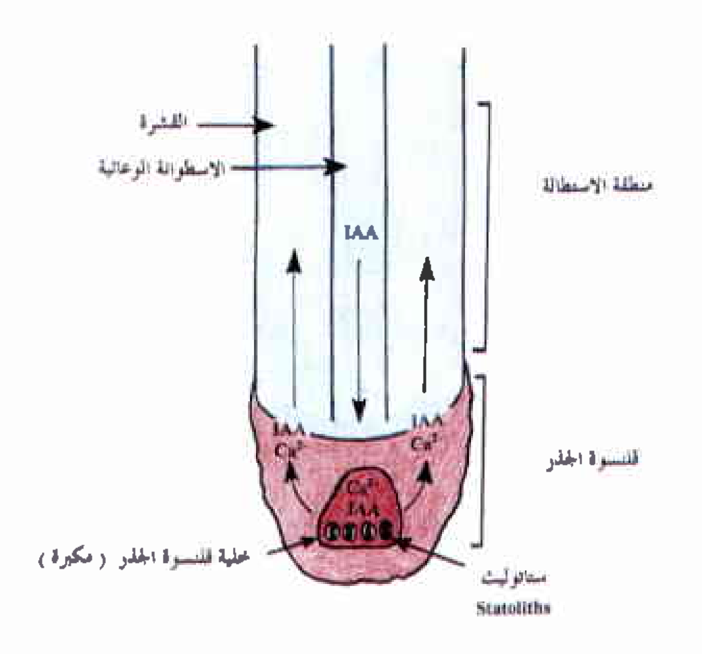
لغرض فهم آلية فعل الأُكسين لابد من وضع عدد من الأسئلة:

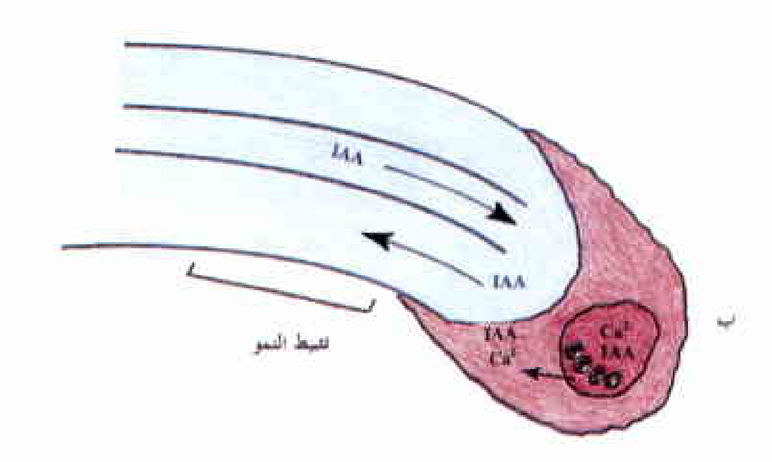
١- ماهي أولى التأثيرات المحسوسة للأُكسين على الخلايا المستجيبة؟

٢- ماهي مواقع عمل الأُكسين داخل الخلية؟

٣- هل يؤثر الأُكسين في التعبير الوراثي (تعبير المورث)؟

إن التعامل مع آلية فعل الأُكسين المستحِث للنمو يكون في ثلاثة مستويات: المستوى النسيجي والمستوى تحت الخلوي ومستوى المورث. فيمكن دراسة المستوى الأول على قطع نسيجية نامية أو نباتات سليمة حيث يمكن ملاحظة تأثير الأُكسين في استحثاث النمو. والبحث عند المستوى تحت الخلوي يتضمن تشخيص وعزل بروتينات مستقبلة للأُكسين بمساعدة تقنيات النظائر المشعة. أما البحث الخاص بتأثير الأُكسين عند مستوى DNA فيتضمن دراسة تغيرات في التعبير الوراثي مستحثة بالأُكسين. ولابد من متابعة التأثيرات من مستوى النسيج حتى مستوى المورث. فعند قطع أجزاء من ساق أو غمد ورقي وتثبيتها في آلة حساسة لقياس النمو، فإن الاستجابة للأُكسين بالنمو يمكن قياسها بدقة عالية. ففي باديء الأمر يقل معدل النمو إلى مستوى أدنى، وبإضافة الأُكسين تحصل زيادة في معدل النمو (طور أول First phase) بعد فترة تباطؤ Lag period تقدر بـ ١٥ دقيقة حيث تحدث عملية تعجيل للتمدد بعد ذلك تنتهي هذه الفترة بعد ساعة ومن ثم طور ثابت طويل Steady-state phase (طور ثاني Second phase) (شكل ١٥-١٦).



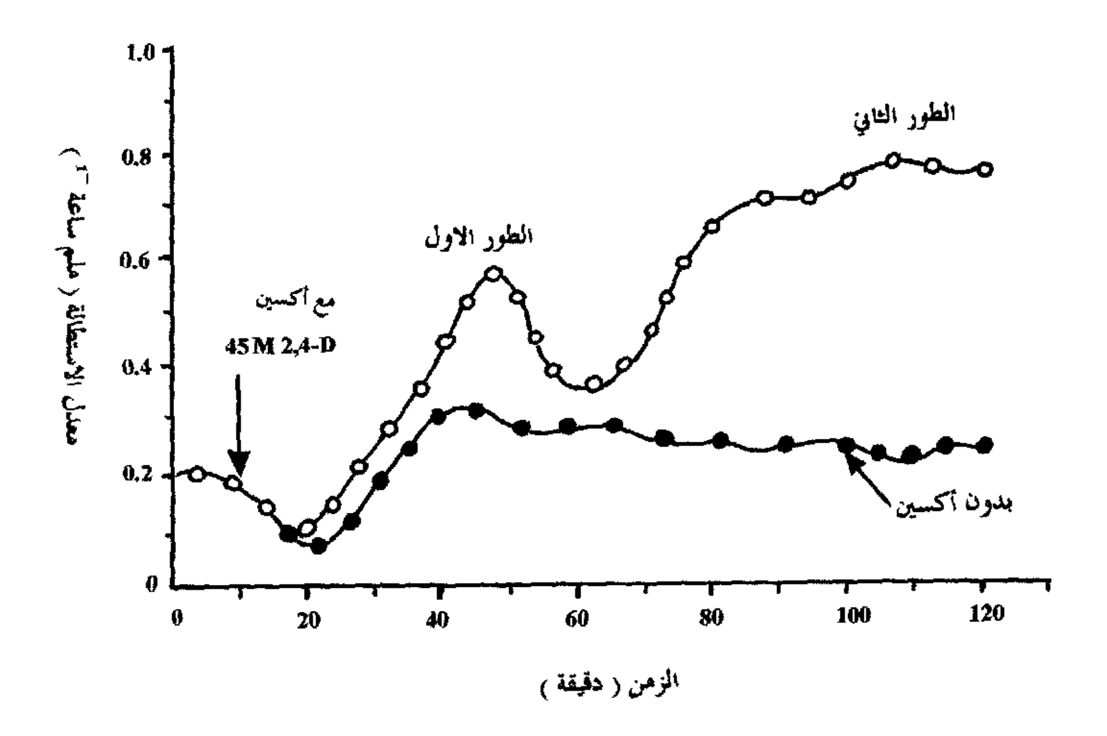


شكل (١٥-١٥)

نموذج افتراضي يوضح إعادة توزيع الكالسيوم والأكسين خلال ظاهرة الانتحاء الأرضي في الجذور

(أ) يُبنى IAA في المجموع الخضري ويُنقل إلى الجذر عن طريق العناصر الوعائية وحينما يكون الجذر عمودي فإن الأجسام الحرة في خلايا القلنسوة تستقر في الأسفل، ويُنقل الكالسيوم والأكسين بشكل متساوي إلى كافة الجوانب

(ب) عند وضع الجذر أفقياً فإن الأجسام الحرة تستقر على جانب في خلايا قلنسوة الجذر والتي تستحث النقل المستقطب للكالسيوم والأكسين على الجانب الأسفل مما يؤدي إلى تشبيط نمو ذلك الجانب



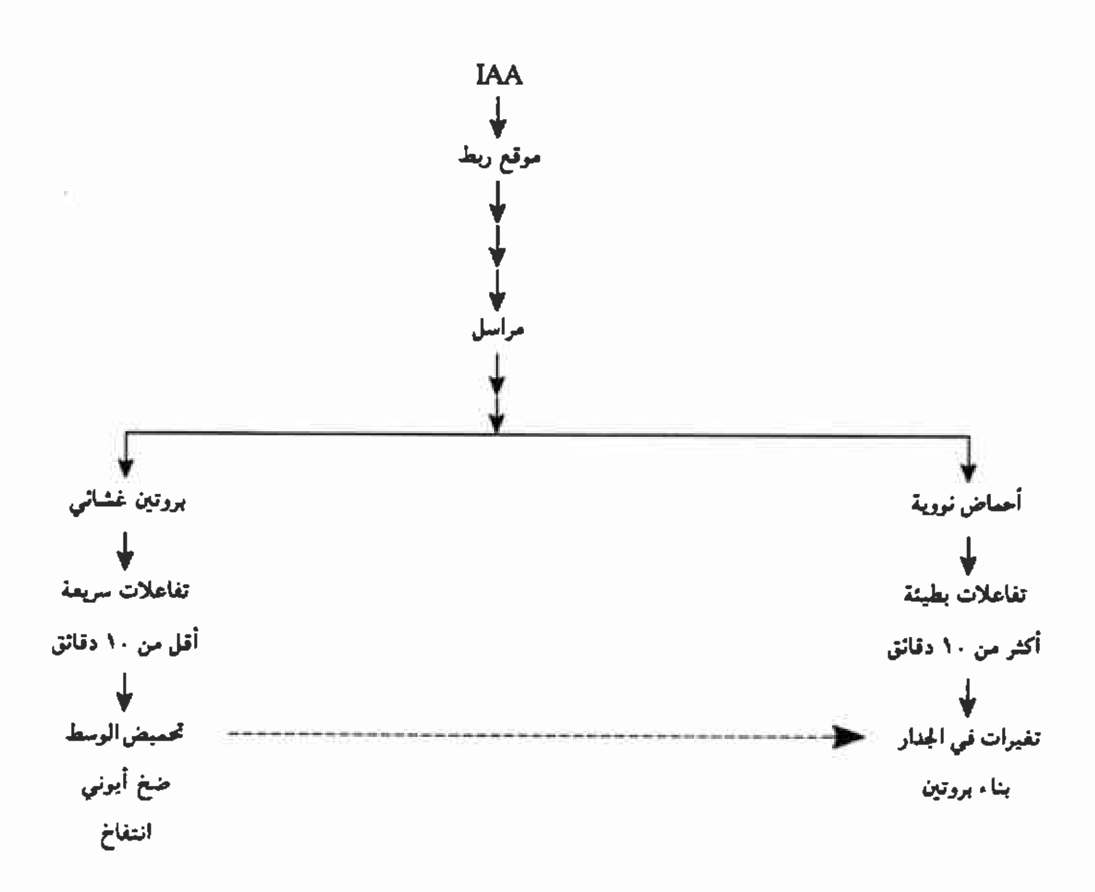
شكل (١٥-١٦)

رسم بياني يوضح تأثير الأكسين في معدل استطالة السويقة فوق الفلقية لفول الصويا

توضيح التجربة في (Taiz and Zeiger, 1991)

إن النمو المُسْتَحَثْ بالأكسين حساس للمثبطات التنفسية مثل السيانيد Cyanide والأزايد Azide والذي يدل على أن عمليات حيوية تحتاج إلى طاقة مشمولة في تلك التأثيرات. إن فترة التباطؤ للنمو المستحث بالأُكسين قد تكون لضخ البروتونات المستحثة بالأُكسين. وقد وضع علماء فسيولوجيا النبات بعض التصورات لكيفية تفاعل الهرمون مع الخلية المحفزة، حيث استفادوا من النماذج المقدمة من قبل علماء فسيولوجيا الحيوان، والذين وجدوا أن هناك مستقبلات خاصة لهرمونات حيوانية بيبتيدية Animal peptide hormones مثل هرمون الأنسولين على السطح الخارجي للأغشية البلازمية. وثمة نموذج آخر وهو أن الهرمونات الستيرويدية Steroid hormones ذائبة في الدهون وبمقدورها الدخول إلى الخلية عبر الغشاء البلازمي وتتفاعل هذه الهرمونات بعد دخولها مع مستقبلات خاصة في النواة. وفي الحالتين فإن هناك مراسل ينطلق لتغيير النمط المورثي

(الجيني). وهذه التصورات قد استفاد منها علماء فسيولوجيا النبات لتحديد آلية فعل الأكسينات والهرمونات الأخرى. فقد أُفترض بأن التحفيز الابتدائي للنمو بواسطة الأكسين إنما يكون من خلال التداخل مع الغشاء البلازمي أكثر منها تعبير مورث خاص. وفترة التباطؤ قصيرة جداً كي يحصل خلالها حث لبناء بروتينات خاصة. لكن الثابت الآن أن الأكسين يقوم باستحثاث DNA لتكوين عدد من mRNAs خلال ١٥ دقيقة، والتي بمقدورها أن تُشفر بروتينات مشمولة في مرحلة الثبات الطويل أكثر مما في الطور الأول. وقد لخصت تلك التأثيرات بالمخطط الآتي:



وبعد معاملة الأكسين تحصل أحداث متعاقبة، ففي البداية هناك عملية ربط على الأغشية مما يؤدي إلى تكوين معقد موقع ربط الأكسين IAA-binding site complex الذي يقوم باستحثاث تفاعلات متتالية والتي أُستدل عليها من خلال الظواهر التي تؤدي إلى تحميض الوسط فضلاً عن ظواهر مرتبطة بالأحماض النووية التي تؤدي إلى تغيرات إنزيمية طويلة المدى والمشمولة في النمو والتكوين. ويتزامن ذلك مع تغيرات في لدونة

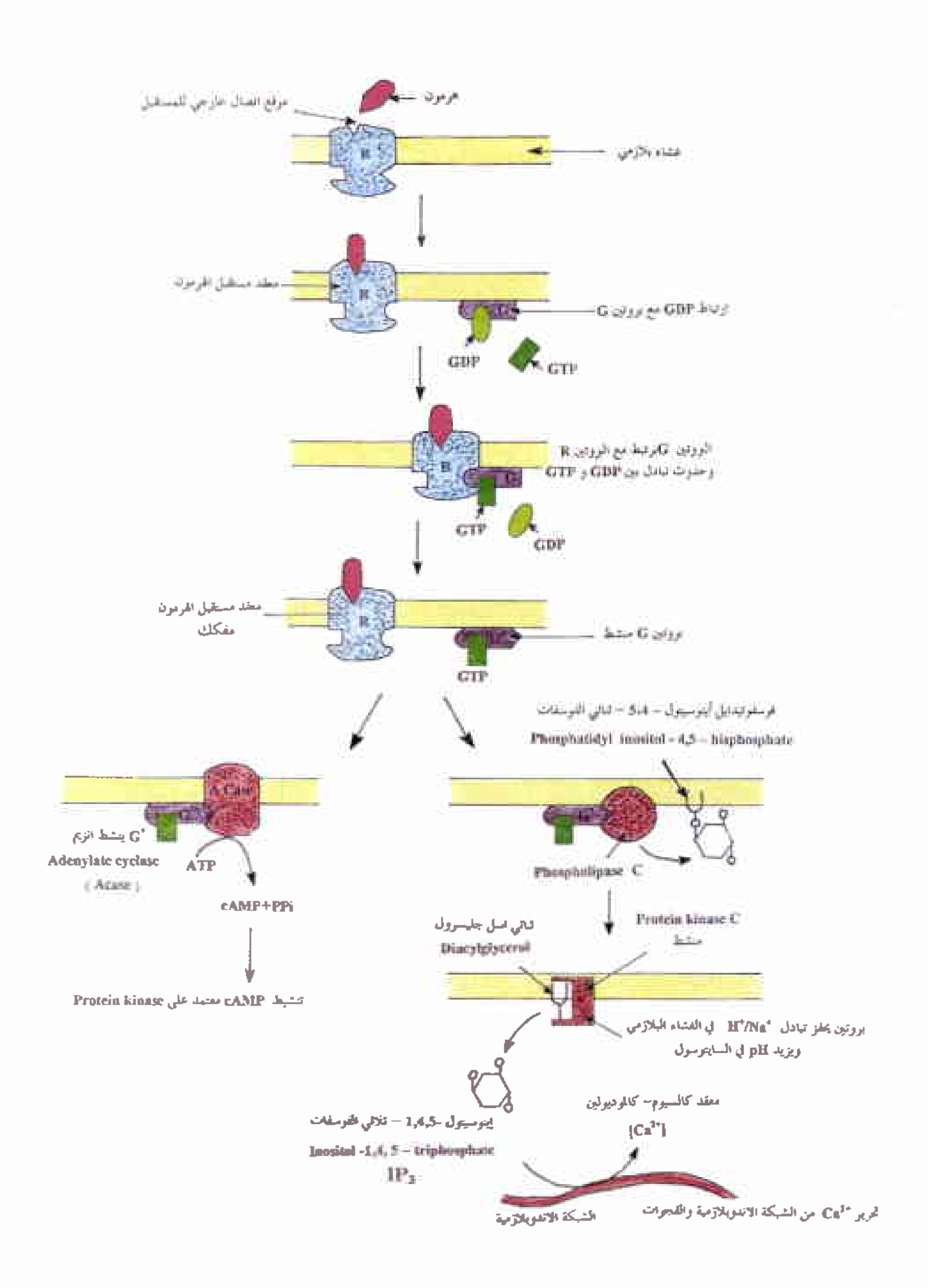
الجدار والتي تعني حدوث نمو من خلال تغيرات في بروتينات وسليلوز وأشباه السليلوز الخاصة بالجدار الخلوي. ومن جانب آخر فإن الأكسين يتداخل مع مستقبلات على سطح الخلية وهذا يحفز إنتاج مراسلات ثانوية Second messengers والتي تقوم بتضخيم الإشارة الهرمونية إلى أنشطة متتالية والتي تسمى مسار توصيل الإشارة Signal transduction pathway. وهناك أدلة متزايدة بأن هذا المسار الذي يشمل مشاركة بروتينات خاصة وإنزيمات ومركبات أخرى تعمل في خلايا النبات. فهناك G-proteins و Phospholipase C و Protein kinases و Inositol 1,4,5-triphosphate (IP_3). والمركب الأخير قد يُستحث بالأكسين والذي يسبب في تحرير الكالسيوم من المايتوكوندريا والفجوات وهو المراسل الثاني Second messenger في خلايا النبات (شكل ١٥-١٧).

وتدل الدراسات بأن مستقبلات الأُكسين قد تقع على الأغشية البلازمية أو على الأغشية الداخلية للخلية Intracellular membranes، وأن ذلك يتفق مع الفكرة بأن فعل الأُكسين قد يتضمن نقل الأيونات. وكما ذكرنا سابقاً بأن ضخ البروتون خارجياً Proton efflux قد تكون عملية حساسة في استحثاث الأُكسين للاستطالة الخلوية. كذلك فإن فعل الأُكسين قد يعتمد على نقل أيونات الكالسيوم أيضاً. واستطاعت الدراسات الحديثة أن تشخص أحد المستقبلات (ABPI) في نبات الذرة.

إن أنظمة النقل البروتوني مشمولة في تحميض الجدار الخلوي المستحث بالأُكسين. وأن النظام المرشح لذلك هو مضخة بروتون خاصة Proton-pumping ATPases التي تقع على الغشاء البلازمي النباتي. ويقوم ATPase باستخدام طاقة تحلل ATP لتوليد تدرج بروتوني كهروكيميائي والذي من جانبه يدير مجموعة من عمليات نقل عند الغشاء البلازمي. ومن المحتمل أن لايؤثر الأُكسين مباشرة على ATPase بل يحفز بشكل غير مباشر الضخ البروتوني.

أما دور الكالسيوم في الفعل الأُكسيني يبدو أنه معقد لدرجة كبيرة، وفي الوقت الحاضر فإن هذا الدور يكون نظرياً فقط. ويمكن القول:

١- قد يحفز الأُكسين تحرر الكالسيوم من السايتوسول إلى المساحة الخارج خلوية Extracellular space، ومن المحتمل أن يكون ذلك بتنشيط مضخة كالسيوم في الغشاء البلازمي.



شكل (١٥-١٧)

نموذج لتوصيل الإشارة الهورمونية في خلايا الثدييات والتي استفاد منها علماء فسيولوجيا النبات لتوضيح آلية فعل الأكسينات

(Taiz and Zeiger, 1991)

٢- قد يؤثر الأُكسين في التدفق الأيوني للكالسيوم من الفجوة عبر غشاء الفجوة Tonoplast إلى السايتوسول. إن تحرر الكالسيوم من الأماكن الداخلية للخلية Intracellular compartments في الخلايا الحية يبدو أنه تحت وساطة IP_3. وأن تغير مستويات الكالسيوم المستحثة بالأكسين قد تؤثر المنظم البروتيني الكالموديوليني المنشط بالكالسيوم Calcium-activated regulator protein calmodulin. والكالموديولين موجود في كافة الخلايا الحية تقريباً. وهذا البروتين يُنظم عدد من الإنزيمات مثل Protein kinase والتي بدورها تنظم نشاط إنزيمات أخرى وذلك عن طريق فسفرتها. وعليه فإن تنشيط الكالموديولين من شأنه أن يستحث تفاعلات كيموحيوية متتالية والتي يكون لها تأثيرات فسيولوجية.

ومن جانب آخر فإن الأُكسين قد يؤثر في عملية تعبير المورث، حيث بات من الممكن كشف تغيرات في mRNAs القابلة للترجمة (Processed mRNAs) والتي بمقدورها توجيه عملية بناء البروتين على الرايبوسومات. وتشمل تلك التغيرات زيادة أو نقصان في بناء mRNA وزيادة أو نقصان في تحول mRNA وتنشيط mRNAs المحجوبة.

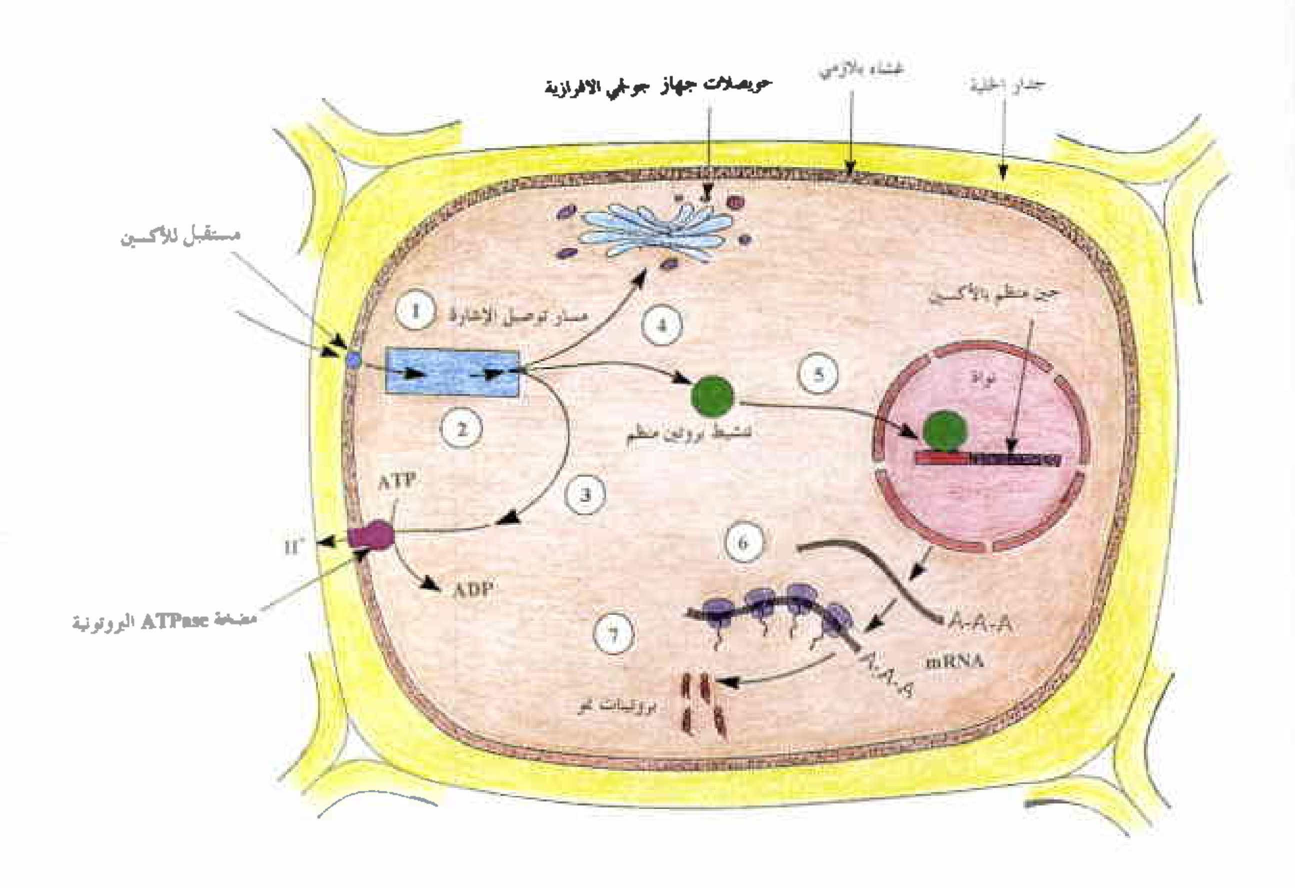
وقد دلت الأبحاث الحديثة باستعمال تقنيات تهجين DNA (DNA hybridization) بأن الأُكسينات تحفز عملية نسخ DNA. وقد رُبطت عملية التحفيز هذه مع وفرة RNA اللازمة لاستحثاث النمو (شكل ١٥-١٨).

الجبريلينات Gibberellins

وهي مجموعة من هرمونات النمو التي تُنتج من قبل الفطريات والنباتات الراقية، وقد وصل عددها أكثر من ٨٠ جبريلين. وتتميز الجبريلينات بتأثيرها الواضح في استطالة النباتات كما أن لها دور مهم في إنبات البذور وفي حركة المواد المختزنة في السويداء (الإندوسبرم) خلال المراحل المبكرة لنمو الجنين فضلاً عن دورها في تكوين الأزهار والثمار.

إكتشافها Discovery

إكتشفت الجبريلينات في وقت مبكر من قبل العلماء اليابانيين حيث نجحوا في الحصول على بلورات غير نقية في الثلاثينيات من القرن العشرين الميلادي، وقبل ذلك لاحظ الفلاحون اليابانيون إصابة نبات الأرز بمرض البادرات المضحكة (البلهاء) Foolish seedling أومرض البكاني Bakanae حيث تبدو البادرات طويلة بشكل استثنائي وكان



شكل (١٥-١٨)

المراحل المحتملة لفعل الأكسين

١- IAA يرتبط مع مستقبل على الغشاء البلازمي

٢- يتداخل معقد IAA-المستقبل لحث سلسلة من أحداث تسمى مسار توصيل الإشارة Signal transduction pathway.

٣- تتنشط مضخة البروتون في الغشاء البلازمي لتحميض الجدار ومسببة ليونة الجدار

٤- تحفيز بناء جدار الخلية

٥- بروتينات منظمة تتحرك من السايتوسول إلى النواة

٦- ترتبط بروتينات منظمة مع مواقع منظمة لمورثات خاصة لتحفيز النسخ

٧- ترجمة mRNA المنظم من قبل الأكسين والذي يقود إلى بروتينات لتثبيت النمو

(Taiz and Zeiger, 1998)

سبب ذلك مادة كيميائية تُفرز من قبل الفطر *Gibberella fujikuroi*. وقد سميت تلك المادة جبريلين أ Gibberellin A. وبقيت هذه المعلومات محصورة عند اليابانيين بسبب الحرب العالمية الثانية. وفي الخمسينيات من القرن العشرين الميلادي استطاع العلماء الأمريكان والإنجليز تحديد الكثير من خصائص الجبريلينات وقد أُطلق على مركبات الجبريلين المكتشفة جبريلين أ١ $Gibberellin\ A_1$ وجبريلين أ٢ $Gibberellin\ A_2$ وجبريلين أ٣ $Gibberellin\ A_3$. والمركب الأخير هو حامض الجبريليك Gibberellic acid. واتضح أن مزارع الفطريات تعطي أنواع كثيرة ومتباينة من مركبات الجبريلين وقد وصل عدد الجبريلينات المكتشفة لحد الآن أكثر من ثمانين. وقد قام علماء فسيولوجيا النبات باختبار مجموعة كبيرة من تلك المركبات في النباتات. وحصل هؤلاء العلماء على نتائج مذهلة بخصوص استجابة النمو الطولي للنبات وخصوصاً تلك التي تعاني من التقزم الوراثي مثل البازلاء (البسلة) القزمة Dwarf peas (*Pisum sativum*) والذرة القزمة Dwarf maiz (*Zea mays*) (شكل ١٥-١٩)، بينما النباتات الطويلة وراثياً لم تستجيب لهرمون الجبريلين وقد اتضح فيما بعد أن النمو الطولي للنباتات تنظمهُ الجبريلينات.

التركيب الكيميائي Chemical Structure

تتميز الجبريلينات بتركيب حلقي أساسي هو هيكل إنت - جبريلين ent-gibberellane (شكل ١٥-٢٠أ). ويمكن تقسيم مركبات الجبريلين إلى مجموعتين:

١- مجموعة ذات ٢٠ ذرة كربون

٢- مجموعة ذات ١٩ ذرة كربون (شكل ١٥-٢٠ب)

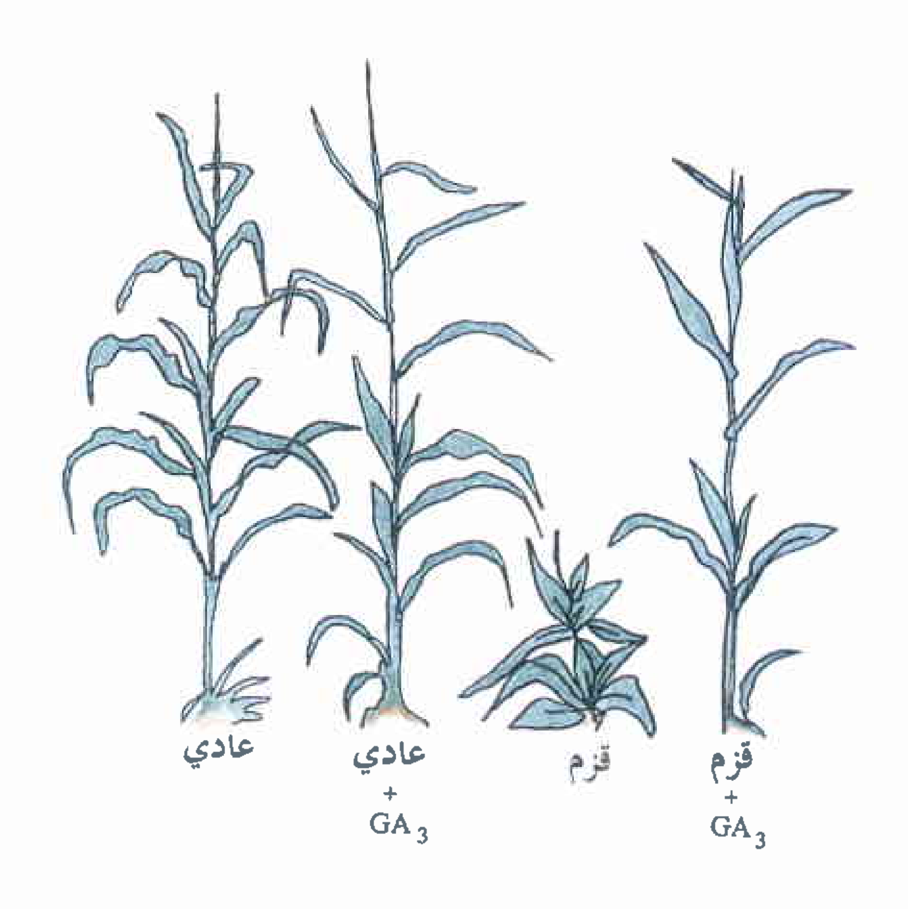
أيض الجبريلينات Gibberellin Metabolism

الجبريلينات أحماض ثنائية التربينات Diterpenes (ذات عشرين ذرة كربون) مشتقة من أربع وحدات ايزوبرينويد Isoprenoid بكل منها خمس ذرات كربون. وفي الحقيقة بأن التربينات تصنف عن طريق عدد وحدات الخمس ذرات الكربون Isoprenoid التي تحويها.

ويشمل أيض الجبريلينات:

١- البناء الحيوي Biosynthesis

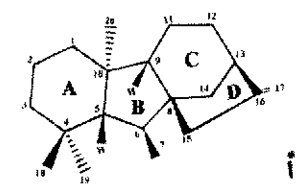
٢- النقل Transport



شكل (١٥-١٩)

تأثير حامض الجبريليك GA_3 على نباتات الذرة القزمية والعادية

(Taiz and Zeiger , 1991)



أ

	الحلقة A	المجاميع الاستبدالية		الحلقات C , D		
		موقع الكربون	المجموعة			
جبرلينات ذات 20 ذرة كربون		10	$-CH_3$	A_{12}		
		10	-CHO	A_{24}	A_{19}	
		10	-COOH	A_{25}	A_{17}	
		{ 10 3	-CH3 -OH }	A_{14}	A_{18}	
		{ 10 3	-CHO -OH }		A_{23}	
		{ 10 3	-COOH -OH }	A_{13}	A_{28}	
				A_{15}		
		3, 16	-OH	A_{27}		
جبرلينات ذات 19 ذرة كربون				A_9	A_{20}	A_{10}
		3	-OH	A_4	A_1	A_2
		2	-OH		A_{29}	
		3, 1	-OH	A_{16}		
		3, 2	-OH		A_8	
		3, 2 12	-OH =O	A_{26}		
					A_{21}	
		3	-OH	A_7	A_3	
		4	$-CH_3$		A_5	
		4	$-CH_2OH$		A_{22}	
					A_6	
				A_{11}		

ب

شكل (١٥-٢٠)

أ - التركيب الحلقي الأساسي إنت - جبريلين ent-gibberellane

ب - أنواع الجبريلينات ذات ١٩ ذرة كربون وذات ٢٠ ذرة كربون

(Wareing and Phillips, 1978)

البناء الحيوي Biosynthesis

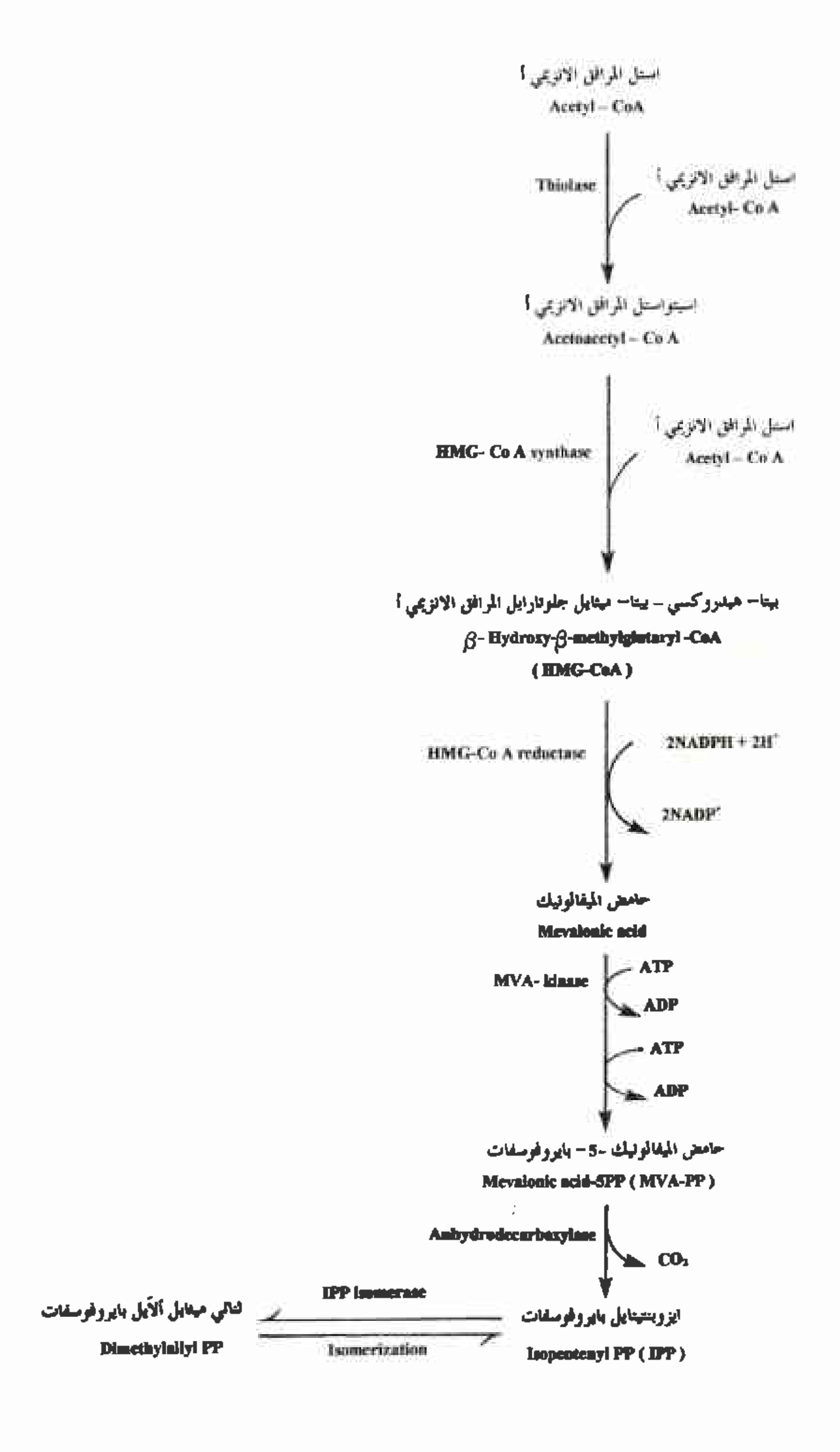
توجد تركيزات عالية من الجبريلين في البذور وبالتالي فإن عملية البناء الحيوي قد تحدث هناك. كما توجد تركيزات منخفضة في الجزء الخضري من النبات والذي يشمل الأوراق والبراعم والأجزاء العليا وبالتالي من المحتمل أن يُبنى الجبريلين في هذه الأجزاء. وهناك أدلة ضعيفة بأن الجبريلين يُبنى في الجذور. لاتوجد أدلة على أن هذه المركبات تُبنى في عضيات خلوية معينة. لكن الدراسات أثبتت وجود الإنزيمات اللازمة للبناء الحيوي ذائبة ومرتبطة بالأغشية.

يعد حامض الميفالونيك Mevalonic acid المركب الذي تبدأ منهُ عملية البناء الحيوي، لكن هذا المركب يتكون بعد سلسلة من التفاعلات تبدأ بالمركب استل المرافق الإنزيمي أ Acetyl-CoA (شكل ١٥-٢١). تجري عملية فسفرة لحامض الميفالونيك بواسطة ATP ونزع للكربون لتكوين مركب آيزوبنتينايل بايروفوسفاتIsopentenyl pyrophosphate وهذا هو مركب ايزوبرينويد Isoprenoid compound الأول في مسار البناء الحيوي للجبريلينات. وتعد هذه التفاعلات المرحلة الأولى.

أما المرحلة الثانية فهي بناء مركب إنت-كيورين ent-Kaurene من المركب جيرانايل جيرانايل بايروفوسفات Geranylgeranyl pyrophosphate (GGPP)، ومن ثم يتحول المركب إنت- كيورين ent-kaurene الي الديهايد الجبريلين ١٢ GA_{12}-7-aldehyde حيث أثناء تلك التفاعلات تحصل عملية أكسدة متواصلة عند ذرة كربون رقم ٢٠.

$$CH_3 \longrightarrow CH_2OH \longrightarrow CHO \longrightarrow COOH$$

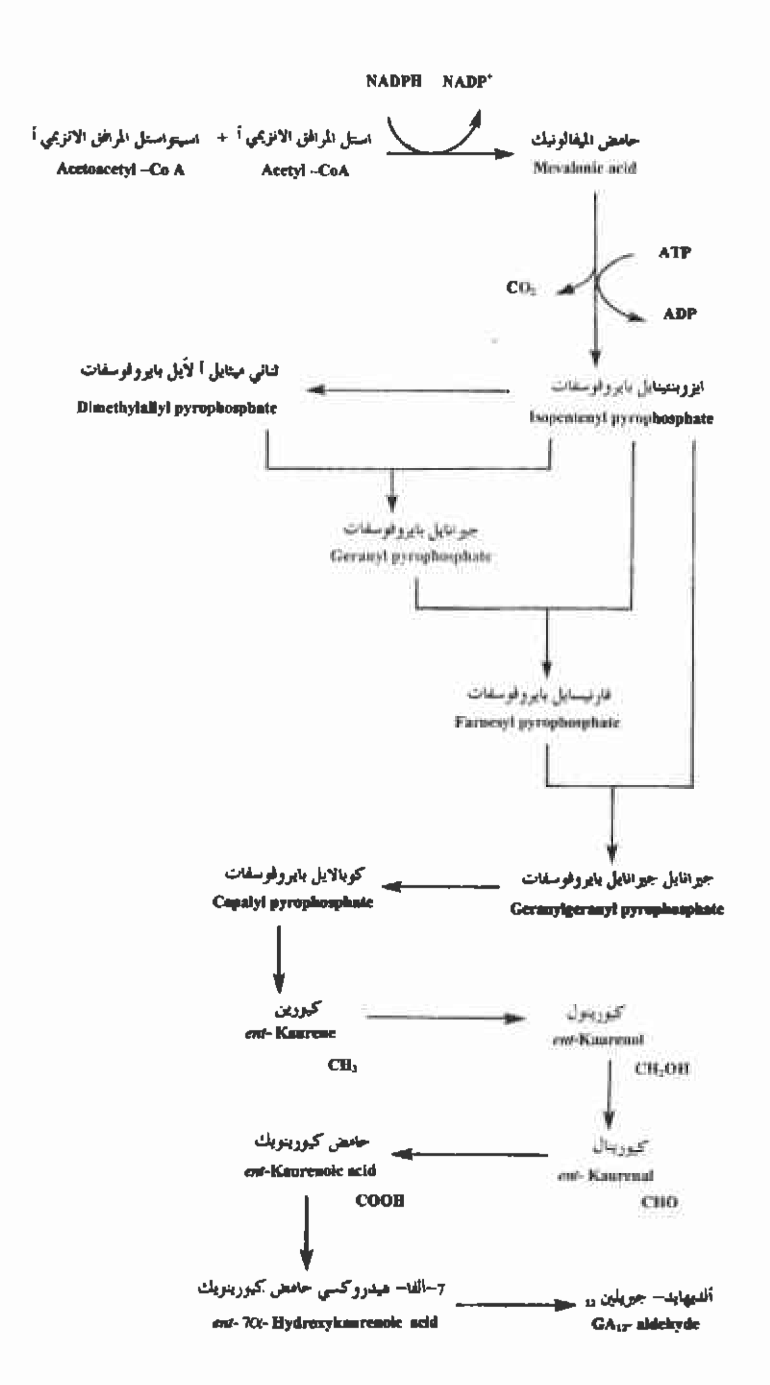
ويلي ذلك فقد ذرة كربون رقم ٢٠ بشكل CO_2 ويتزامن ذلك مع اضافة OH-عند كربون ١٣ أو كربون ٣ أو عند كليهما (شكل ١٥-٢٢). ويعد المركب الديهايد الجبريلين GA12-7-aldehyde المركب الأول في مسار بناء حلقة Gibberellane، وهو بادىء لكافة الجبريليات (شكل ١٥-٢٣). ويوجد الجبريلين بشكل جبريلين جلايكوسايد Gibberellin glycoside، والسكر الذي يقترن به هو الجلوكوز والذي يرتبط بواسطة مجموعة كربوكسيل، أو يمكن ان يقترن الجبريل بمجموعة هيدروكسيل ليعطي جبريلين جلايكوسايل إيثر Gibberellin glycosyl ether. وتعد هذه المركبات بمثابة عملية إخماط (تثبيط) Inactivation للجبريلين.



شكل (١٥-٢١)

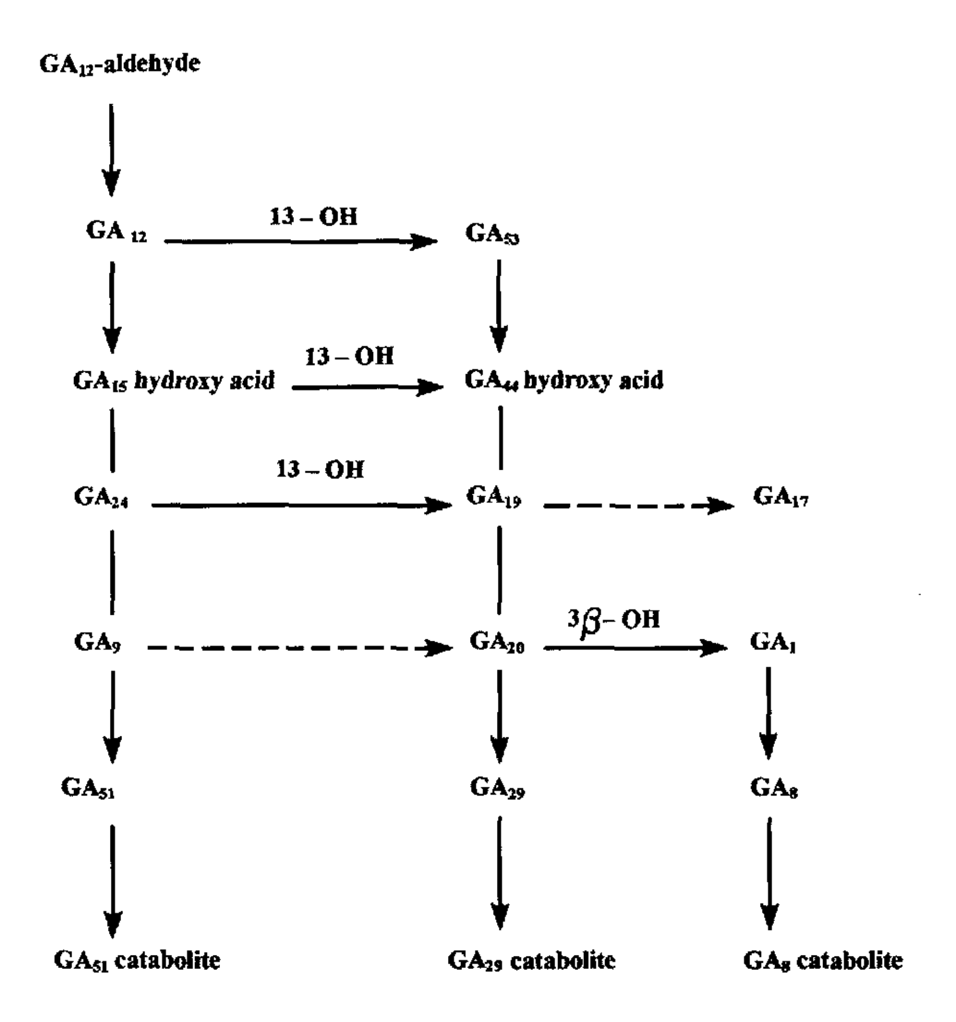
تكوين حامض الميفالونيك من استل المرافق الإنزيمي أ - وبعد ذلك يتكون المركب ثنائي ميثايل ألايل بايروفوسفات

Dimethylallyl PP



شكل (١٥-٢٢)

مراحل تكوين GA_{12}-aldehyde. بعد سلسلة من التفاعلات ابتداءً من استل المرافق الإنزيمي أ إلى حامض الميفالونيك وإلى ent-kaurene وحتى أول مركبات الجبريلين GA_{12}-aldehyde



شكل (١٥-٢٣)

المسارات المختلفة لبناء بعض الجبريلينات

(الأسهم المتقطعة تدل على أن التفاعل كان نتيجة معاملة الجبريلين

بينما الأسهم المستمرة تدل على حدوث التفاعل في النبات)

نقل الجبريلين Gibberellin Transport

تؤكد الدراسات التي أجريت على نقل الجبريلينات والتي استخدمت فيها النظائر المشعة أن الجبريلينات موجودة في عناصر الخشب وكذلك في عناصر اللحاء. ولايبدو أن عملية النقل مستقطبة كما هي الحال في الأُكسينات، لكن مركبات الجبريلين تنتقل في عناصر اللحاء مع مواد عضوية تبعاً للعلاقة بين المصدر والمصرّف Source-Sink relationship. وبالرغم من عدم وضوح انتقالها في عناصر الخشب إلا أن هناك

بعض الأدلة على أن الجبريلينات المبنية في أطراف الجذور تنتقل إلى بقية أجزاء النبات عن طريق الخشب وقد تكون تلك المركبات بالشكل الحر أو المقترن.

التأثيرات الفسيولوجية لمركبات الجبريلين

The Physiological Effects of Gibberellins

تتأثر كائنات حية عديدة بمعاملة الجبريلين ويشمل ذلك النباتات الزهرية وعاريات البذور والسراخس والطحالب والفطريات. وتشمل تلك التأثيرات بإطارها العام زيادة النمو وقطر الساق والتزهير، كما أن المعاملة تحفز عملية التبرعم وتكوين السبورات (الأبواغ) في الخمائر. غير أن التأثيرات الفسيولوجية لمركبات الجبريلين على النباتات الراقية يمكن إدراجها بما يلي:

١- استطالة الساق في النباتات القزمية Stem elongation of dwarf plants. فقد وجد أن حامض الجبريليك يسبب استطالة النباتات القزمية إلى الحد الذي تشبه النباتات الطويلة من نفس النوع. فقد وجد أن النبات القزم يعاني من طفرة وراثية في أحد المورثات والتي تسبب إيقاف المسار الأيضي لبناء الجبريلين بين كوبالايل بايروفوسفات Copalyl pyrophosphate إلى إنت - كيورين ent - kaurene. وفي كثير من تلك الحالات فإن تأثير الجبريلين يكون مصاحباً لنقص سمك الساق وحجم الأوراق فضلاً عن ظهورها باللون الأخضر الباهت.

٢- تحفيز استطالة أعناق الأزهار في الأيام القصيرة التي تستطيل وتزهر عادة في الأيام الطويلة فقط Bolting in long - day plants.

٣- تحوير حداثة النباتات Modification of juvenility. فقد وجد أن معاملة حامض الجبريليك لنبات حبل المساكين *Hedera helix* مكتمل النمو قد أدى إلى إرجاعه إلى حالة الحداثة Juvenility. وبالعكس من هذا فإن معاملة نباتات حديثة من المخروطيات بخليط من $GA_7 + GA_4$ قد أدى إلى دخولها مرحلة التكاثر حيث يبدو أن حامض الجبريليك GA_3 لايؤثر في استحثاث التكاثر في هذه النباتات.

٤- استحثاث تكوين الأزهار المذكرة Induction of maleness in flowers في بعض النباتات مثل الخيار والسبانخ.

٥- استحثاث نمو وعقد الأزهار Fruit setting and growth في نباتات كثيرة مثل التفاح والعنب. ولذلك منافع تجارية حيث عند معاملة هذه النباتات عند التزهير يؤدي إلى نمو الثمار بعد التلقيح مباشرة.

٦- استحثاث إنبات البذور Induction of seed germination وخصوصاً تلك التي تحتاج

إلى إضاءة أو برودة لاستحثاث الإنبات. كذلك فإن للجبريلينات دور كبير في إزالة التأثير المثبط بفعل ظروف الإجهاد المائي والملوحة أثناء الإنبات والنمو الخضري.

٧- إنتاج الإنزيمات خلال الإنبات Enzyme production during germination، ومن تلك الإنزيمات إنزيمات التحلل المائي وخصوصاً ألفا- أميليز وبيتا- أميليز فضلاً عن عدد كبير من الإنزيمات أهمها Protease و Ribonuclease (جدول ١٥-١). وستكون هناك مناقشة موسعة لآلية فعل الجبريلين وخصوصاً خلال عمليات نمو الخلية وإنبات البذور وحث إنزيمات التحلل المائي.

جدول (١٥-١)

الإنزيمات المستَحثّة بالجبريلين في طبقة الأليرون للحبوب والإنزيمات المنشطة بوجود الجبريلين في بذور الخروع

إنزيمات مستَحثّة	إنزيمات منشطة
α-Amylase	Aconitase
Protease	Aminotransferase
Ribonuclease	Catalase
Esterase	Citrate synthase
Peroxidase	Fumarase
β-glucanase	Malate dehydrogenase
Glucosidase	Malate synthase
ATPase	Succinic dehydrogenase

(Wilkins, 1984)

آلية فعل الجبريلين The Mechanism of Gibberellin Action

إن توضيح آلية فعل الجبريلين إنما تتأتى من خلال التأثيرات الفيزيوحيوية والكيموحيوية.

تأثير الجبريلين في النمو The Effect of Gibberellin on Growth

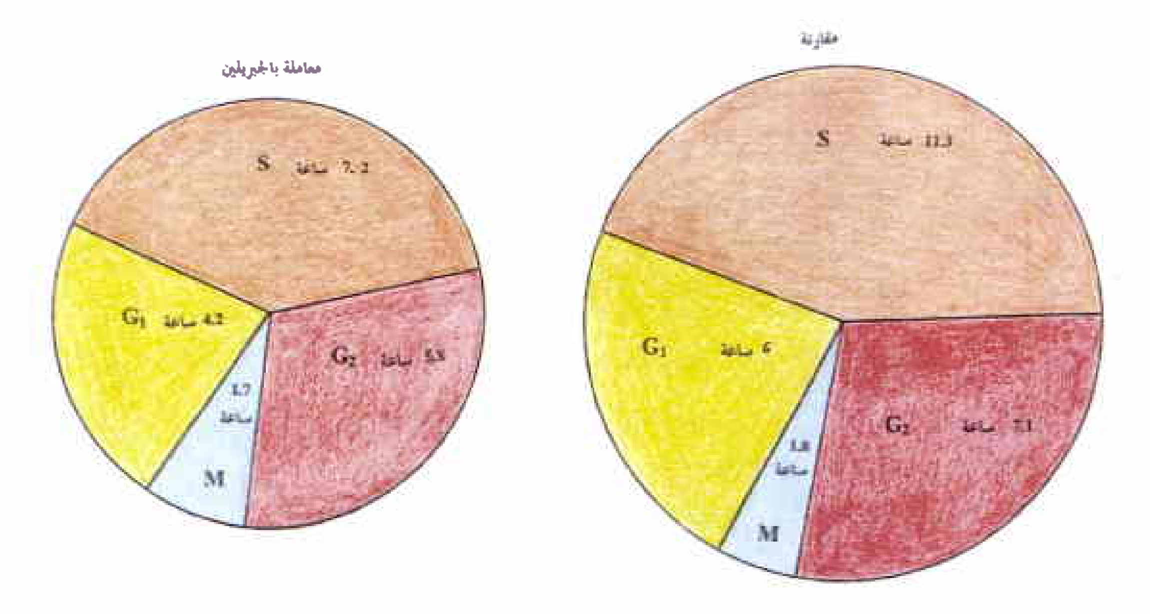
مما هو معروف بأن الجبريلين يحفز النمو وذلك من خلال تأثيره في عمليات النمو المعروفة وهي عمليات الانقسام الخلوي والاتساع الخلوي، بيد أن عمليات الانقسام الخلوي وحدها لاتؤدي إلى نمو الكائن الحي وبالتالي فلابد من أن تتسع الخلايا بعد انقسامها. ويقوم الجبريلين بزيادة حجم المنطقة الإنشائية (المرستيمية) فضلاً عن زيادة

نسبة الخلايا التي تقوم بعملية الانقسام. يؤثر الجبريلين في الدورة الخلوية حيث يحفز عملية بناء DNA في الخلايا ذات الطور G1 (طور نمو أول) المعطل. وقد وجد أن الدورة الخلوية تصبح قصيرة بمعاملة مركبات الجبريلين (شكل ١٥-٢٤).

أما تأثير الجبريلين في الاتساع الخلوي، فإن هذه العملية توصف حسب المفاهيم الفيزيوحيوية biophysical terms من خلال المعادلة:

$$\text{Growth Rate} = \left(\frac{Lm}{L+m}\right)(\Delta\Psi s - Y)$$

معدل النمو	Growth Rate
التوصيل الهيدروليكي للخلية	L
تمدد الجدار الخلوي	m
الفرق في الجهد الأزموزي عبر الغشاء البلازمي	$\Delta\Psi s$
الضغط الابتدائي	Y



شكل (١٥-٢٤)

تأثير الجبريلين في الدورة الخلوية لبادرات البطيخ القزم Dwarf watermelon (Wilkins, 1984)

وإن مكونات هذه المعادلة إما أن تساهم في امتصاص الماء $(\Delta\Psi s , L)$ أو تساهم في قابلية الجدار للاتساع (Y,m). وبالرغم من أن منظمات نمو النبات تؤثر في كافة تلك المكونات إلا أن التأكيد كان على الجهد الأزموزي للخلايا وعلى التمدد (m) للجدار الخلوي.

كان الاعتقاد السائد في الستينيات من القرن العشرين الميلادي أن الجبريلين يخفض الجهد الأزموزي وذلك عن طريق زيادة تراكم الذائبات في العصير الخلوي حيث تشير بعض الأدلة أن حامض الجبريليك يشجع تحلل النشا إلى سكر، لكن القياسات التي أجريت فيما بعد على تركيز الذائبات في العصير الخلوي تؤكد أن حامض الجبريليك لايشجع النمو عن طريق زيادة تركيز الذائبات، وأن النتائج كانت تشير بوضوح بأنه أثناء الاستطالة الخلوية فإن تركيز الذائبات يعاني من الانخفاض، وأن النمو كان بمعزل عن الجهد الأزموزي حيث زيادة الذائبات الناجمة عن تعجيل امتصاص الأيونات لايؤدي إلى زيادة معدل النمو. من جانب آخر فإن لحامض الجبريليك تأثير واضح في تمدد الجدار الخلوي والذي يؤدي إلى زيادة معدل النمو. ويبدو أن تأثير مركبات الجبريلين في تمدد الجدار الخلوي يعتمد على الأيض. ويكون ذلك من خلال بناء مركبات عديدة التسكر وإدخالها الجدار أو عوامل ليونة Loosening factors تقوم بحل الروابط ضمن أو بين بوليمرات الجدار الخلوي. وهناك افتراضات بأن البروتينات والأيونات اللاعضوية مثل الكالسيوم تؤدي دوراً في تمدد الجدار. فمما هو معروف بأن الكالسيوم يُنقص التمدد وهو نفسه المشمول في السيطرة على النمو المستحث بالأُكسين والجبريلين. وقد أُفترض بأن التمدد يمكن أن يُنَظَّمْ بسحب Ca^{2+} إلى السايتوبلازم. كما تركزت الدراسات في الثمانينيات من القرن العشرين الميلادي على أهمية المركبات الفينولية في تكوين جسور عرضية في الجدار مما يفسر دورها في تمدد الجدر الخلوية، وتتأثر هذه الجسور بنشاط إنزيم بيروكسيديز Peroxidase الذي يتأثر سلباً بالمعاملة بمركبات الجبريلين.

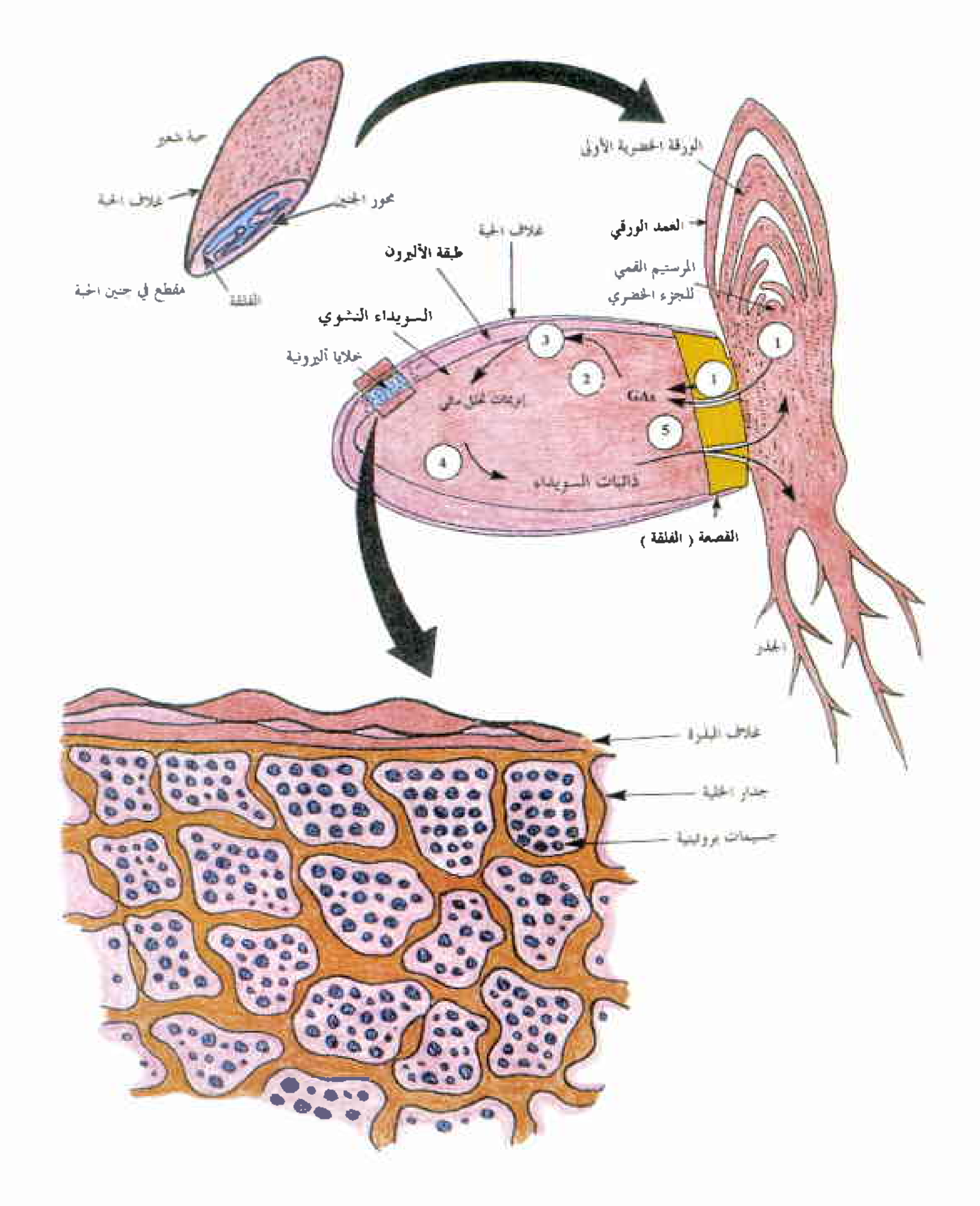
ومن المناقشة السابقة والمتعارضة أحياناً، يسود الاعتقاد بأن السيطرة على عملية الاستطالة الخلوية لايمكن أن تُفسَّرْ من خلال التغيرات في معدل بناء الجدار الخلوي أو التغيرات في مكونات ذلك الجدار. وقد وجد أن هناك عاملين على الأقل من عوامل ليونة الجدار الخلوي وهما البروتونات H^+ كما وصفت في فرضية النمو الحامضي Acid-growth hypothesis أو إنزيمات ليونة الجدار الخلوي Cell wall loosening enzymes والتي يمكن أن تغير من خصائص الجدار وبالتالي استحثاث النمو الطولي للخلية.

تأثير الجبريلين في بناء الأحماض النووية والبروتينات

Effects of Gibberellin on the Synthesis of Nucleic Acids and Proteins

تؤثر منظمات النمو في بناء الحامض النووي الرايبوزي RNA والبروتين. ومعظم الدراسات قد تركز في الثمار والبذور وخصوصاً بذور نباتات الحبوب. تعد طبقة الأليرون Aleurone layer في الحبوب من الأنظمة الحية التي يمكن دراسة تأثير

مركبات الجبريلين في عملية بناء الإنزيمات فيها، ذلك أنها تؤدي دوراً مهماً في تحلل السويداء النشوي. ويوضح الشكل (١٥-٢٥) مراحل تأثير الجبريلين في استحثاث بناء وإفراز ألفا - أميليز وبيتا - أميليز وإنزيمات التحلل المائي الأخرى في السويداء النشوي حيث تتحلل الجزيئات الكبيرة إلى جزيئات صغيرة مثل السكريات الذائبة والأحماض الأمينية ومنتجات أخرى، بعدها تقوم الفلقة (القصعة Scutellum) بامتصاص تلك المركبات الذائبة ونقلها إلى محور الجنين لتسهيل عملية النمو. وقد أوضحت الدراسات الحديثة باستعمال النظائر المشعة بأن تحفيز نشاط إنزيم ألفا - أميليز بفعل الجبريلين يكون بواسطة البناء بالمسار الجديد De novo synthesis (البناء من الأحماض الأمينية) للإنزيم وليس تنشيط الإنزيم الموجود مسبقاً. كما أن عملية إنتاج إنزيم ألفا - أميليز المحفزة بواسطة حامض الجبريليك تتوقف بوجود مثبطات النسخ والترجمة. وهناك أدلة ثابتة بأن الجبريلين يقوم باستحثاث تعبير المورث الخاص بألفا - أميليز حيث أوضحت الدراسات والبحوث باستعمال تقنيات متقدمة بأن مركبات الجبريلين تنشط نسخ m-RNA الخاص بـ « ألفا - اميليز » α-amylase mRNA (شكل ١٥-٢٦). ويتم ذلك بوساطة بروتينات رابطة لـ DNA DNA-binding proteins بطريقة تشبه البروتينات المنظمة لـ « أوبيرونات Operons » الكائنات بدائية النواة. وفي هذه الكائنات يقوم المورث المنظم Regulatory gene بتكوين mRNA مسؤول عن تشفير البروتين الكابح Repressor protein الذي يؤثر في عملية النسخ. وفي النباتات يستحث الجبريلين بناء بروتين رابط لـ DNA يقع محاذياً للموقع '5 من DNA إلى أعلى موقع بدء النسخ The DNA upstream of the transcription start site والذي يعمل كتعاقب منظم للسيطرة على نسخ المورث. ومن ذلك يمكن الافتراض بأن الجبريلين يزيد مستوى تلك البروتينات الرابطة لـ DNA والتي تقوم ببدء عملية تكوين α-amylase mRNA وذلك بالربط مع المنطقة الأعلى من التعاقب المنظم لمورث ألفا - أميليز. وثمة افتراضات أخرى بأن هناك مستقبلات على الأغشية البلازمية وعند ارتباطها بالجبريلين تُرسل إشارات إلى النواة. وتكون الإشارة الأخيرة بمثابة بروتين رابط كما مر ذكره. ويوضح الشكل (١٥-٢٧) ملخص لتجارب Qu Lee وآخرون (١٩٨٨)، ويمكن الرجوع إلى بعض المصادر (Taiz and Zeiger, 1998) لمزيد من التفاصيل.

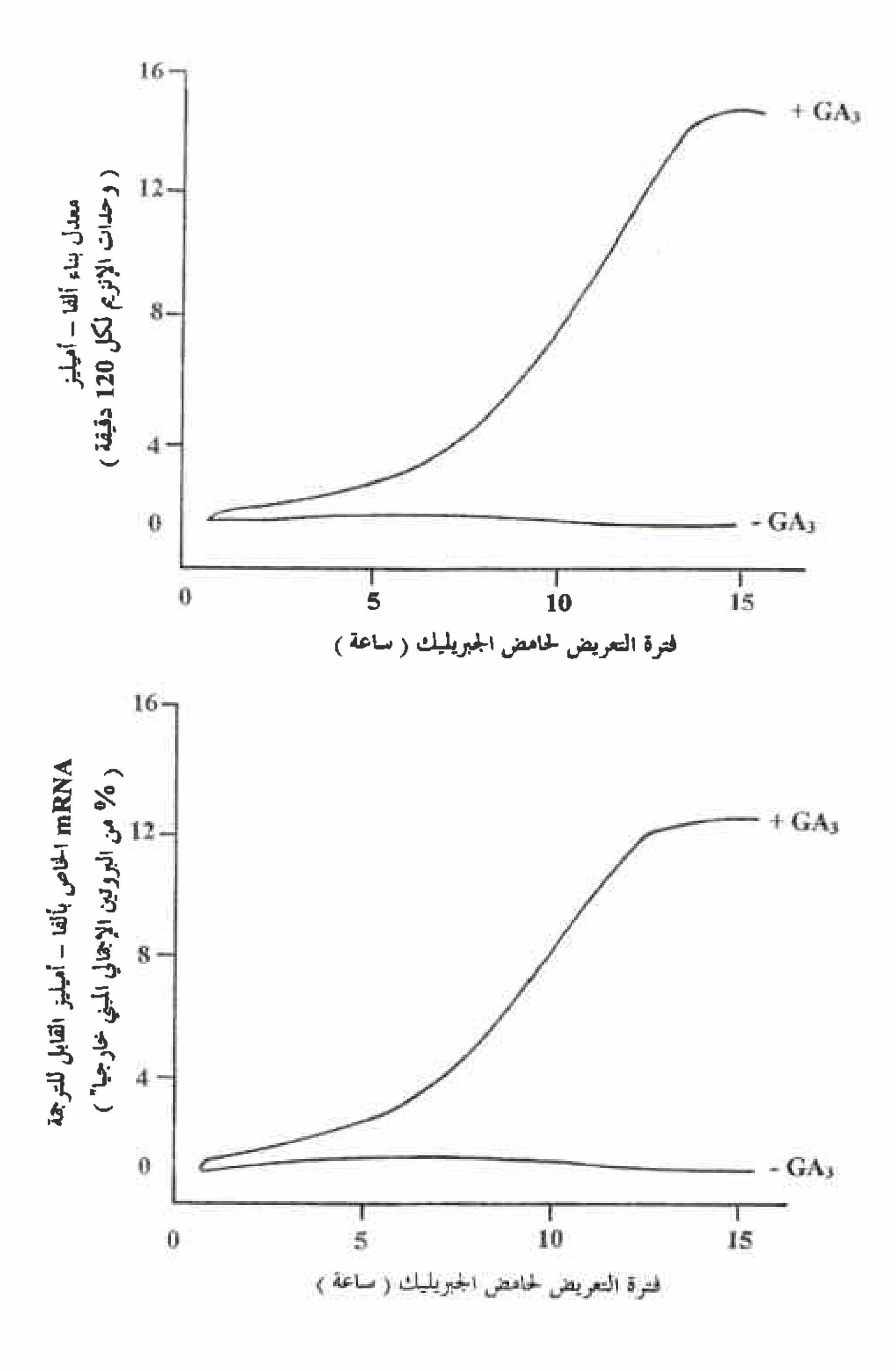


شكل (١٥-٢٥)

(أ) مراحل استحثاث الجبريلين لبناء إنزيمات ألفا - أميليز وبيتا - أميليز. وتتضمن المراحل (١) بناء الجبريلين بواسطة الغمد الورقي والفلقة ويتحرر إلى السويداء النشوي (٢) انتشار الجبريلين إلى الطبقة الأليرونية (٣) استحثاث الطبقة الأليرونية لبناء وإفراز ألفا - أميليز والإنزيمات المحللة الأخرى إلى السويداء النشوي. (٤) تحلل النشا. (٥) امتصاص نواتج التحلل من قبل الفلقة

(ب) مقطع في طبقة الأليرون يوضح الأجسام البروتينية

(Taiz and Zeiger, 1998)



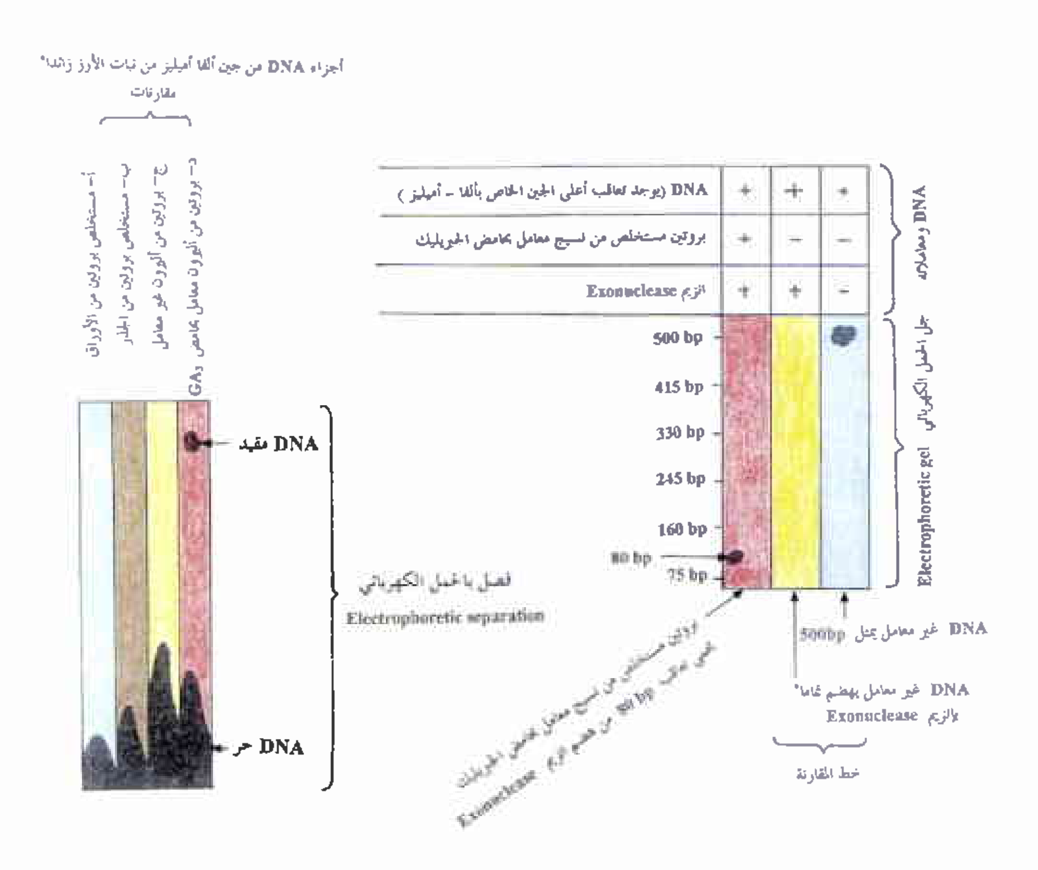
شكل (١٥-٢٦)

تأثير الجبريلين في بناء ألفا - أميليز و mRNA الخاص بألفا-أميليز القابل للترجمة في الطبقة الأليرونية للشعير (Taiz and Zeiger, 1998)

السايتوكاينينات Cytokinins

إن بداية اكتشاف الإنسان لمواد تنشط الانقسام الفتيلي كان في العقد الأخير من القرن التاسع عشر الميلادي حينما افترض عالم فسيولوجيا النبات الألماني J. Weisner إن بدء عملية الانقسام الخلوي يمكن أن تُستحث بواسطة عوامل داخلية. لكن الاكتشاف الحاسم للسايتوكاينينات كان في عام ١٩٥٥ عندما قام مجموعة من العلماء ومن أبرزهم F. Skoog بعزل مركب أُطلق عليه اسم كاينيتين Kinetin (6-furfurylaminopurine) من DNA ينشط الانقسام الفتيلي لنسيج كالس Callus التبغ. ومن الدراسات البارزة التي تلت ذلك هي عندما وضع سائل السويداء لبذرة جوز الهند والذي يسمى لبن جوزة الهند Coconut milk بنسبة ١٠ – ٢٠٪ في وسط مغذي مزود بالأكسين فإن ذلك يشجع انقسام الخلايا مكتملة النمو لعدد من الأنواع وتكوين الكالس. وقد اتضح أن لبن جوزة الهند يحوي سايتوكاينين الزياتين Zeatin.

ويوضح الشكل (١٥–٢٨) الكاينيتين والسايتوكاينينات الطبيعية. ويعد الزياتين Zeatin من السايتوكاينينات الطبيعية الموجودة في معظم النباتات. واستطاع الإنسان أيضاً تصنيع هذه المركبات والمركبات المضادة لها (شكل ١٥ – ٢٩).





شكل (١٥-٢٧)

ملخص تجارب Qu - Lee وآخرون

كاينيتين
Kinetin

ترانس – زياتين
trans - Zeatin

سيز – زياتين
cis – Zeatin

رايبوسايل زياتين
(زياتين رايبوسايد)
Ribosylzeatin (Zeatin riboside)

رايبوسايل زياتين _ 5 _ أحادي الفوسفات
(زياتين رايبوتايد)
Ribosylzeatin – 5 – monophosphate
(Zeatin ribotide)

سيز _ رايبوسايل زياتين
cis – Ribosylzeatin

ايزوبنتينايل أدينوسين
N^6 – ($\triangle^2$ -isopentenyl) – adenosine
(i^6 Ado)

ايزوبنتينايل أدينين
N^6 – ($\triangle^2$ -isopentenyl) – adenine
(i^6 Ade)

ميثايل ثرو _ سيز _ رايبوسايل زياتين
(بكتيري)
2- Methylthro-*cis* – ribosylzeatin

شكل (١٥-٢٨)

الكاينيتين والسايتوكاينينات الطبيعية

علاقة التركيب بالنشاط الهرموني

Structure - Activity Relationships of Cytokinins

هناك بعض الخصائص التركيبية المميزة للسايتوكاينين الطبيعي:

١- وجود حلقة أدينين قابلة للاستبدال N^6-substituted adenine.

٢- وجود سلاسل جانبية مؤلفة من خمس ذرات كربون تتصل بكربون رقم ٦ من حلقة الأدينين. وأن نقص عدد ذرات الكربون أو زيادته من شأنه تخفيض النشاط الهرموني لكنه لايلغيه تماماً.

٣- وجود الرابطة المزدوجة في السلسلة الأليفاتية يزيد عادة من نشاط السايتوكاينين.

وهناك الكثير من المركبات المشتقة قد يكون لها بعض النشاط السايتوكاينيني فضلاً عن أن هناك مركبات غير بيورينية Non purine compounds تُظهر ذلك النشاط (شكل ١٥-٢٩).

أيض السايتوكاينينات Cytokinin Metabolism

إن تركيب السلسلة الجانبية لمركبات السايتوكاينين الطبيعية مماثل من الناحية الكيميائية لتركيب المطاط وصبغات أشباه الكاروتين وهرمونات الجبريلين وحامض الأبسيسيك ومركبات الحماية في النبات (شكل ١٣-٤). وإن كافة تلك المركبات مبنية في جزء منها من وحدات خماسية ذرات الكربون (وحدة آيزوبرين Isoprene).

$$CH_3 - \overset{CH_3}{\overset{|}{C}} = CH - CH_3$$

Isoprene آيزوبرين

وأن هذه الوحدات تشبه السلسلة الجانبية للزياتين $2\text{-}i^6$Ade وبالتالي تُبنى السلاسل الجانبية للسايتوكاينين من تلك المشتقات الآيزوبرينية Isoprene derivatives. وكما هو معروف في موضوع الجبريلينات فإن تلك الوحدات خماسية ذرات الكربون إنما تتكون من حامض الميفالونيك Mevalonic acid (شكل ١٥-٢١). وتشمل عمليات الأيض البناء الحيوي والنقل.

سايتوكاينينات مصنعة

ثنائي فينايل يوريا – ` N , N
N, N ` - Diphenylurea

تتراهيدروبايرانايل بنزايل أدينين
Tetrahydropyranylbenzyladenine

بنزايل أدينين (بنزايل أمينوبيورين)
Benzyladenine
(Benzylaminopurine) BAP

مضاد السايتوكاينين

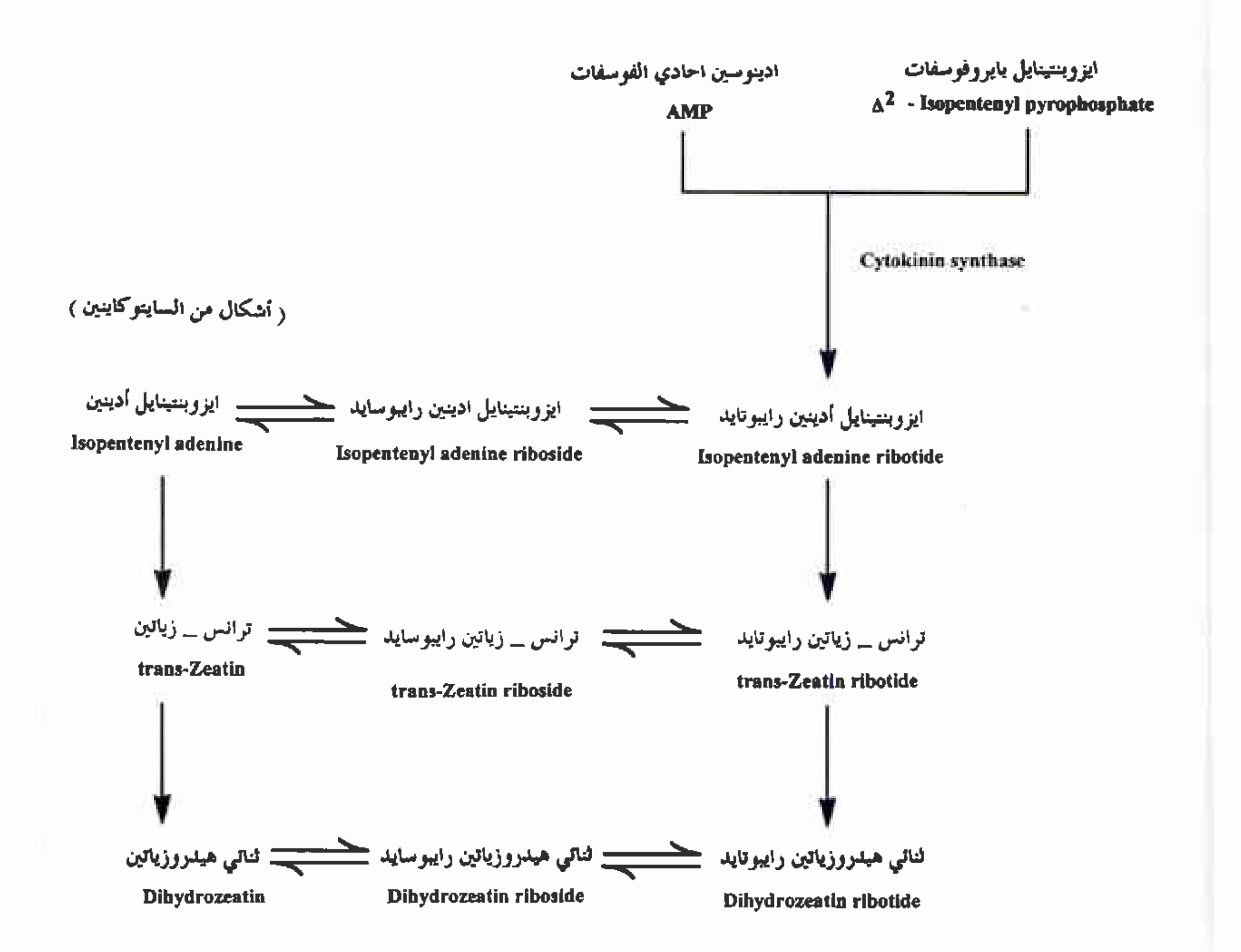
3 – ميثايل – 7 – (3 – ميثايل بيوتايل أمينو) بايرازولو [4 ,3 – *d*] بايريميدين
3 – Methyl – 7 – (3- methylbutylamino) pyrazolo [4, 3 -*d*] pyrimidine

شكل (١٥-٢٩)

التركيب الكيميائي للسايتوكاينينات المصنعة ومضاد السايتوكاينين

البناء الحيوي Biosynthesis

تعد عملية بناء مركب Δ^2-isopentenyl pyrophosphate مرحلة وسطية لبناء كثير من المركبات منها هرمونات نمو النبات والصبغات والستيرويدات وغيرها. وبالتالي فإن الخطوة الأولى في بناء السايتوكاينين هي نقل مجموعة ايزوبنتينايل Isopentenyl إلى أدينوسين أحادي الفوسفات Adenosine monophosphate بوجود إنزيم Cytokinin synthase ويكون ناتج التفاعل رايبوتايد Ribotide لـ ($N^6(\Delta^2$-isopentenyl adenine وبعد سلسلة من التفاعلات يتكون زياتين Zeatin (شكل ١٥-٣٠). ومن الجدير بالذكر بأن البناء الحيوي للسايتوكاينين في النباتات البذرية يتم عموماً في الأنسجة الإنشائية أو تلك القابلة للنمو. وتعد الأنسجة الإنشائية القمية للجذور المواقع الرئيسية لبناء السايتوكاينينات الحرة، ولكن قد تكون هناك مواقع أخرى مثل المجموع الخضري أو أجنة البذور.



شكل (١٥-٣٠)

البناء الحيوي للسايتوكاينين

(Taiz and Zeiger, 1998)

لايوجد السايتوكاينين بشكل حر فحسب بل يوجد ضمن مكونات أنواع محددة من tRNAs. وقد أجريت دراسات مكثفة حول آلية أصل السايتوكاينينات في t RNA. ويتم بناء سايتوكاينينات الحامض النووي الرايبوزي الناقل t RNA cytokinins وفق مسار مختلف حيث أن السايتوكاينينات الحرة لاتساهم لأي مدى جوهري في عملية بناء قواعد السايتوكاينينات في t RNA. وحقيقة الأمر أن t RNA يتشكل من أربعة نيكليوتيدات

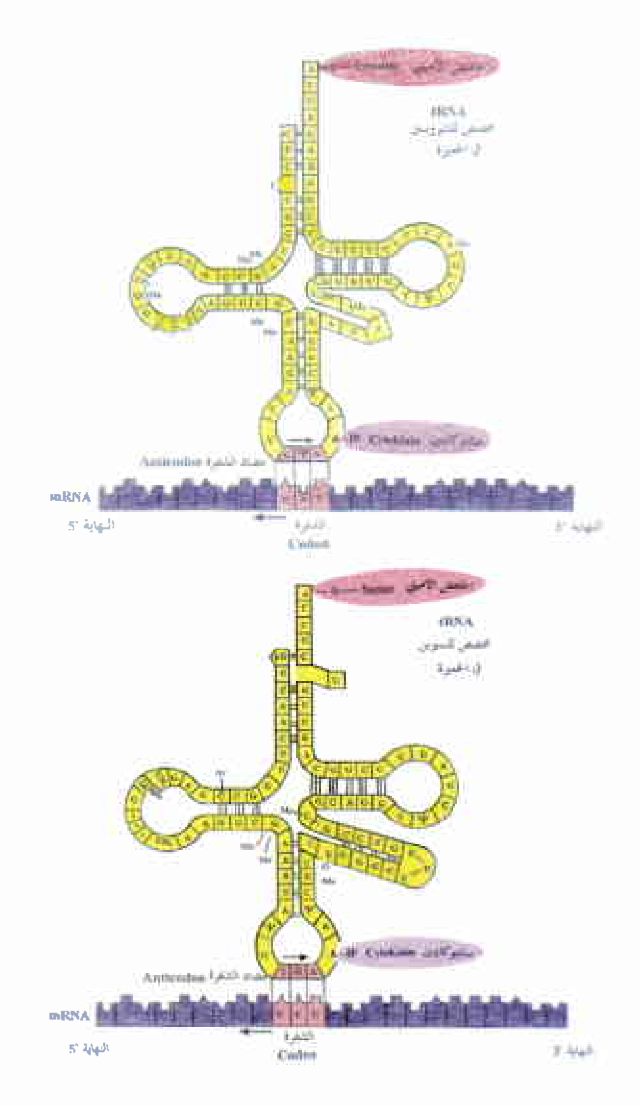
تقليدية خلال عملية النسخ لمورثات تقوم بتشفير تعاقبات ذلك الحامض النووي. إن الناتج الأول هو باديء أو منشيء t RNA الذي يفتقد إلى القواعد المحورة وهو بصورة أو بأخرى أكبر من الناتج النهائي. وتجري عمليات تعديل Processing للباديء بطريقة تشبه تلك التي تجري لـ mRNA. وخلال ذلك التعديل تتحور بقايا جزيء أدينين خاصة لبعض مركبات t RNAs لتكوين السايتوكاينين. وثمة إنزيم Transferase بمقدوره التعرف على تعاقبات قواعد خاصة في t RNA لنقل مجموعة Isopentenyl إلى الأدينوسين القريب من النهاية (3') لمضاد الشفرة (شكل ١٥-٣١). ومن الطريف بأن t RNA الحاوي على السايتوكاينين يستطيع التعرف على الشفرة ذات القاعدة المبتدئة بيوراسل U بالرغم من أنه لايمكن تعميم ذلك دائماً. وقد وجد أن الأحماض النووية الرايبوزية الناقلة والحاوية على السايتوكاينين هي:

1. $t\,RNA^{Ser}$	2. $t\,RNA^{Phe}$	3. $t\,RNA^{Cys}$
4. $t\,RNA^{Trp}$	5. $t\,RNA^{Leu}$	6. $t\,RNA^{Tyr}$

حيث تنقل الأحماض الأمينية السيرين والفينايل ألانين والسيستين والتربتوفان وليوسين والتايروسين (شكل ١٥-٣٢).

نقل السايتوكاينينات Cytokinin Transport

تعد الأنسجة الإنشائية القمية للجذور هي المواقع الرئيسية لبناء السايتوكاينينات الحرة. ويُنقل السايتوكاينين عبر عناصر الخشب إلى الجزء الخضري، وبالرغم من عدم إثبات ذلك قطعياً فإن هناك أدلة على ذلك. كذلك يمكن أن ينتقل السايتوكاينين عبر عناصر اللحاء أيضاً. وتشير الدراسات بأن هذه المركبات لاتنتقل بشكل بيورينات حرة لكن بأشكال مقترنة مثل رايبوسايدات Ribosides أو جلوكوسايدات Glucosides التي وجدت في عناصر الخشب واللحاء.



شكل (١٥-٣١)

تركيب t RNA للتايروسين والسيرين في الخميرة، كلاهما يحوي سايتوكاينين

التأثيرات الفسيولوجية للسايتوكاينينات

The Physiological Effects of Cytokinins

تقوم السايتوكاينينات بإثارة واستحثاث عدد من العمليات الفسيولوجية والأيضية والكيموحيوية فضلاً عن التأثيرات التكوينية. ويمكن إيجاز تلك التأثيرات بما يلي:

١- التأثير في الدورة الخلوية النباتية The effect on the plant cell cycle: ويكون تأثير السايتوكاينينات بالاشتراك مع الأكسينات حيث يؤدي تأثير الأكسينات إلى مضاعفة DNA بينما يستحث السايتوكاينين عملية الانقسام الفتيلي.

٢- التأثير في التشكل الظاهري The effect on the morphogenesis: يؤثر السايتوكاينين مع الأكسين في تحفيز إعادة التميز لبعض المزارع النسيجية النباتية لتشكيل الأعضاء.

٣- الاتساع الخلوي Cell enlargement: وذلك بزيادة لدونة Plasticity الجدر الخلوية دون إحداث تغير في مرونتها Elasticity.

٤- تأخير الشيخوخة Delay of senescence.

٥- تحفيز حركة المغذيات Stimulate nutrient mobilization.

٦- تشجيع اكتمال تكون البلاستيدات الخضر Promote the maturation of chloroplasts.

آلية فعل السايتوكاينينات Mechanism of Cytokinin Action

كما أوضحنا في آلية فعل الأكسينات فإن هرمونات النبات تتفاعل مع مستقبلات خاصة إما على سطح الخلية أو ضمن السايتوبلازم. هناك أدلة ضعيفة مباشرة بأن السايتوكاينينات تؤثر بواسطة آلية مشابهة لأي من الآليات التي يعتقد بها علماء في فروع علمية أخرى (فسيولوجيا الحيوان، على سبيل المثال).

الحرف الاول من الشفرة	الحرف الثاني من الشفرة				الحرف الثالث من الشفرة
	U	C	A	G	
U	PHE	SER	TYR	CYS	U
	PHE	SER	TYR	CYS	C
	LEU	SER	C.T.	C.T.	A
	LEU	SER	C.T.	TRY	G
C	LEU	PRO	HIS	ARG	U
	LEU	PRO	HIS	ARG	C
	LEU	PRO	GLN	ARG	A
	LEU	PRO	GLN	ARG	G
A	ILEU	THR	ASN	SER	U
	ILEU	THR	ASN	SER	C
	ILEU	THR	LYS	ARG	A
	MET	THR	LYS	ARG	G
G	VAL	ALA	ASP	GLY	U
	VAL	ALA	ASP	GLY	C
	VAL	ALA	GLU	GLY	A
	VAL	ALA	GLU	GLY	G

شكل (١٥-٣٢)

الشفرة الوراثية، المستطيلات الداكنة تعني أن t RNAs التي تشخص الشفرات الوراثية تحوي قاعدة محورة ذات نشاط سايتوكاينيني عند النهاية '3 من مضاد الشفرة في بكتريا *E. coli*

C.T. شفرة النهاية

ومن المعتقد الآن أن آلية فعل السايتوكاينين تتلخص بما يلي:

١- شخصت مواقع ربط سايتوكاينين خاصة في بعض النباتات. وثمة عامل بروتيني يدعى عامل ربط سايتوكاينين Cytokinin-binding factor ويرمز له CBF-I والذي يمتاز بخصائص المستقبلات الهرمونية الرابطة.

٢- هناك أدلة جيدة بأن السايتوكاينينات لها دور في تنظيم بناء البروتين. وقد وجد أنه بمعاملة السايتوكاينينات للأنسجة فإن هناك زيادة في محتوى البولي رايبوسومات Polyribosomes. وقد اتضح أن السايتوكاينينات تنشط بناء بعض البروتينات وتثبط بناء بروتينات أخرى.

٣- يساعد السايتوكاينين في زيادة m RNA الخاص بتشفير إنزيم Ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase وعديد البيبتيد الرابط لكلوروفيل أ/ب لمعقد حاصد الضوء Light Harvesting Complex II (LHCP). ويبدو أن السايتوكاينين يزيد من تركيز mRNA الخاص بهذين المركبين في مرحلة مابعد النسخ Posttranscriptional stage وذلك بجعل mRNA الخاص بهما أكثر استقراراً.

٤- السايتوكاينينات في tRNA قد تنظم بناء البروتين: كما ذُكر سابقاً بأن tRNA الذي تستطيع شفرته المضادة Anticodon من التعرف على الشفرة Codon المبتدئة بالقاعدة U إنما يحوي على السايتوكاينين. وقد اتضح أن هذا السايتوكاينين إنما يحتل موقعاً متميزاً محاذياً للنهاية '3 من الشفرة المضادة (شكل ١٥-٣١)، والذي قد يؤثر في ربط tRNA مع mRNA وفي المساعدة على التعرف السليم بين الشفرة ومضاد الشفرة.

٥- السايتوكاينينات تقوم بتنظيم تركيز الكالسيوم في السايتوسول: وقد وجد في باديء الأمر أن السايتوكاينين غير فعال في تنشيط تكون براعم الحزازيات في وسط خالي من الكالسيوم. ويقوم السايتوكاينين بزيادة تركيز الكالسيوم في السايتوسول وذلك بتسهيل عملية الضخ. وإن ذلك يمكن أن يستحث تكوين البراعم من خلال ارتباطه ببروتين خاص يسمى كالموديولين Calmodulin ليكون معقد يحفز عدد من الإنزيمات أهمها: Protein kinases والتي تضيف الفسفور إلى مجاميع OH- الخاص بالأحماض الأمينية - السيرين Serine والتايروسين Tyrosine- للبروتينات. وأن عملية الفسفرة من شأنها تغيير نشاط الإنزيمات. ومعقد كالموديولين - كالسيوم يقوم بدور منظم لمسارات حيوية بديلة داخل الخلية.

حامض الأبسيسيك Abscisic acid (ABA)

يعد حامض ABA هرمون مثبط لكثير من الأفعال الحيوية. وفي منتصف الستينيات من القرن العشرين الميلادي استطاعت مجموعتان من العلماء في الولايات المتحدة الأمريكية وبريطانيا من تحديد خصائص مركبات مثبطة طبيعية مسؤولة عن كمون براعم النباتات الخشبية. وسمي هذا المركب في باديء الأمر ابسيسين Abscisin وفيما بعد أطلق عليه ابسيسين ١ Abscisin I، والذي يعجل تساقط أعناق أوراق نبات القطن منزوعة الأنصال. واكتشفت فيما بعد مادة مشابهة عزلها Ohkuma وزملائه (١٩٦٣) من ثمار نبات القطن وسميت ابسيسين ٢ Abscisin II. واكتشفت مادة أخرى تشجع الكمون كما توقف النمو القمي في بعض النباتات وقد أطلق عليها اسم دورمين Dormin. واتضح فيما بعد أن تلك المواد إنما هي مادة واحدة أطلق عليها اسم حامض الأبسيسيك Abscisic Acid (ABA) (الشكل ١٥-٣٣). وقد سمي هذا المركب من قبل Wareing وزملائه في المؤتمر الدولي السادس عن منظمات نمو النبات في عام ١٩٦٧ الذي عقد في أوتاوا Ottawa.

الخصائص الكيميائية Chemical Properties

يعد المركب ABA من مركبات سيسكوتيربينويد Sesquiterpenoid (ذات ١٥ ذرة كربون) والتي ترتبط مع مجموعة مركبات التربينات الأحادية Monoterpenes والتربينات الثنائية Diterpenes (التي تشمل الجبريلينات) وأشباه الكاروتين والتربينات الثلاثية Triterpenes كونها تتكون من تراكم مركبات خماسية ذرات الكربون الآيزوبرينية Isoprenes (شكل ١٣-٤). يتميز المركب بحلقة سداسية ومركز غير متناظر هو المسؤول عن صورتين من المشابهات الضوئية Enantiomorphic forms، وهما يميني الدورة Dextrorotatory [S-ABA أو ABA(+)] وهو الموجود بشكل طبيعي في أنسجة النبات. أما الآخر فهو R-ABA أو ABA(-) وهذا مصنع. ومن خصائصه الكيميائية التي ترتبط بالنشاط الأحيائي هي:

١- مجموعة كربوكسيل حرة

٢- حلقة سداسية تحوي على رابطة مزدوجة في الموقع α أو β

٣- الترتيب الذري للرابطة المزدوجة لكربون ٢ من السلسلة الجانبية يجب أن تكون Cis. وأن المركب 2-trans ABA يكون فعالاً في بعض الأحيان. وثمة مركب يشبه ABA يوجد في الطحالب والكبديات Liverworts وله تأثير فسيولوجي مشابه لـ ABA، يسمى حامض لانيولاريك Lunularic acid (شكل ١٥-٣٣).

حامض أبسيسك يساري الدورة (مصنع)
(R) - Abscisic acid

حامض أبسيسيك يميني الدورة
(S) - Abscisic acid

حامض ليونيولاريك
Lunularic acid

ترانس - حامض الأبسيسيك
trans- Abscisic acid (ABA)

سيز- حامض الأبسيسيك
cis-Abscisic acid (ABA)

شكل (١٥-٣٣)

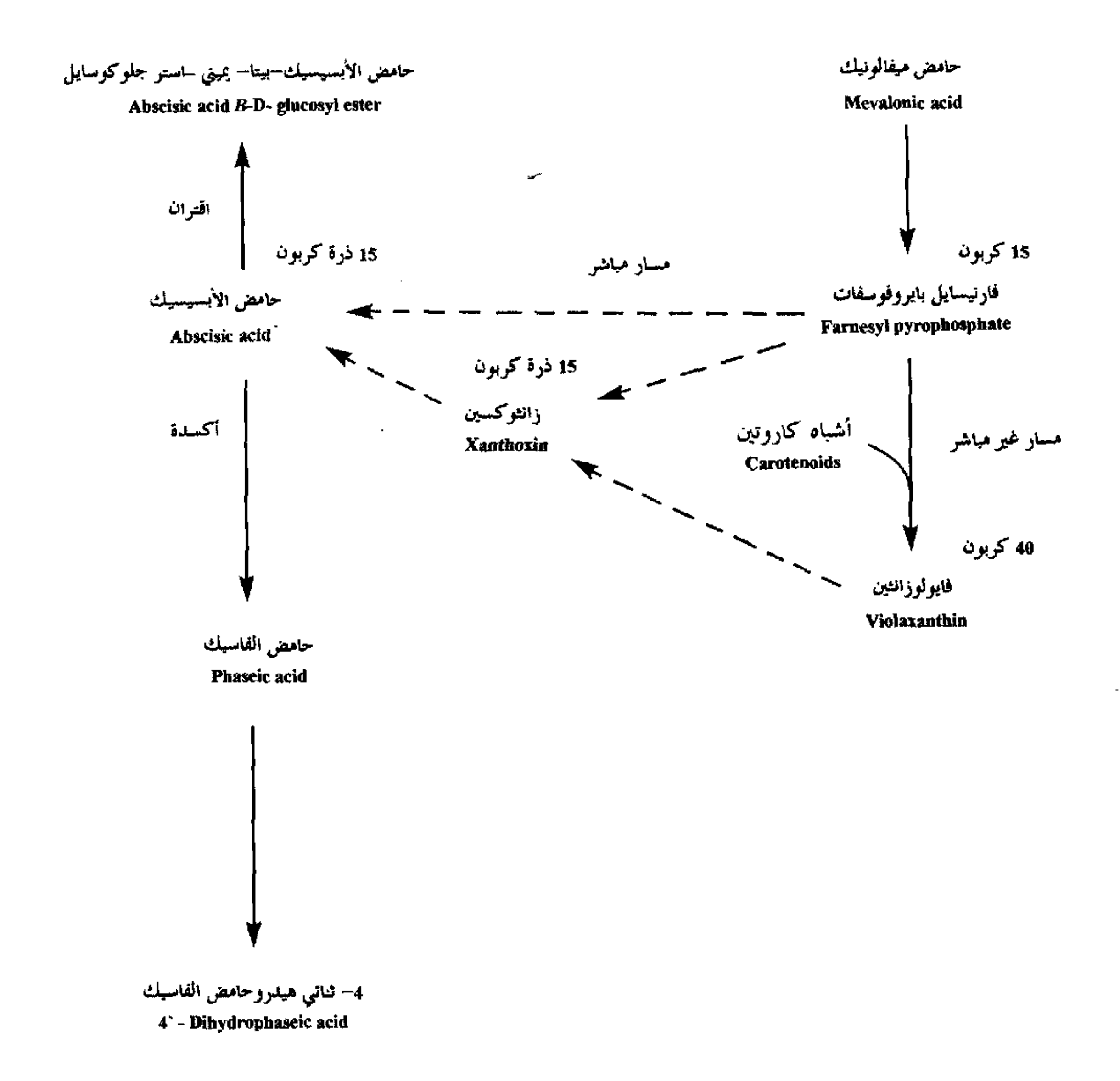
صور مختلفة من ABA

البناء الحيوي Biosynthesis

يوضح الشكل (١٥-٣٤) عمليات البناء الحيوي والأنشطة الأيضية التي يشترك بها، حيث يلاحظ وجود مسارين لعملية البناء الحيوي:

أ - المسار المباشر حيث يبدأ بمركب ذي ١٥ ذرة كربون فارنيسايل بايروفوسفات Farnesyl pyrophosphate.

ب - المسار غير المباشر حيث يبدأ بمركب ذي ٤٠ ذرة كربون فايولوزانثين Violaxanthin



شكل (١٥-٣٤)

البناء الحيوي لـ ABA والأنشطة الأيضية التي يشترك بها ABA وهدمه
(Taiz and Zeiger, 1998)

أما مسارات الأيض الهدمي Catabolism فتشمل اقتران ABA مع الجلوكوز لتكوين ABA - β-D-glucosyl ester، أو عمليات أكسدة لتكوين حامض الفاسيك Phaseic acid وحامض ثاني هيدروفاسيك Dihydrophaseic acid.

تدل معظم الدراسات أن ABA يُبنى في البلاستيدات الخضر للنسيج المتوسط ويقوم pH العالي في المساعدة في تراكمه.

نقل وتوزيع حامض الأبسيسيك Transport and distribution of ABA

ينتقل ABA في عناصر النقل كافة، لكنه أكثر توافراً في اللحاء. وتشير الدراسات باستعمال النظائر المشعة بأن ABA ينتقل إلى أعلى النبات وإلى الجذور كذلك. ويتأثر توزيع ABA بعوامل خلوية، وبالتالي فإن ABA المرتبط بالبروتون (ABA H) ينفذ بُحرية عبر الأغشية لكن الأيون السالب ABA^- لايمكنه ذلك، وعليه فإن الرقم الهيدروجيني يؤثر في عملية توزيعه بين عضيات الخلية، فإذا كانت العضيات قلوية فإنها تميل للمساعدة في تراكمه.

التأثيرات الفسيولوجية والكيموحيوية لحامض الأبسيسيك

The Physiological and Biochemical Effects of ABA

تشمل تلك التأثيرات:

١- النمو Growth

يدعى هذا الهرمون أحياناً بهرمون مثبط النمو Growth inhibitor hormone، حيث يقوم بتثبيط النمو المستحث بالأكسين وذلك بإعاقة إفراز البروتونات ومنع تحميض الجدار الخلوي واستطالة الخلايا.

٢- كمون البراعم والبذور Bud and Seed Dormancy

أُقترح بأن هذا الهرمون هو هرمون مُستَحّثْ للكمون Dormancy-inducing hormone، لكن محتوى ABA في البراعم لايرتبط دائماً مع درجة الكمون. وهذا التناقض يؤكد التداخلات بين ABA وهرمونات النمو الأخرى لأن عملية النمو وكمون البراعم تكون منظمة بوساطة التوازن بين مثبطات النمو مثل ABA ومنشطات النمو مثل السايتوكاينينات والجبريلينات.

من جانب آخر فإن الصفة المميزة للبذور هو عدم النمو حتى تتحقق الظروف اللازمة للإنبات. ويبدو أن هناك علاقة بين المستويات الداخلية لـ ABA والحالة الفسيولوجية للبذرة. وتحوي البذور الكامنة الجافة عادة على تركيزات عالية من ABA مما هو موجود في البذور غير الكامنة. وقد لوحظ أن محفزات النمو مثل السايتوكاينينات والجبريلينات تزداد كميتها أثناء إنبات البذور. وكما هي الحال في كمون البراعم فإن التوازن الهرموني وليس تقلبات التركيزات لهرمون مفرد هو الذي يسيطر على عملية الانتقال من الكمون إلى الإنبات. وقد استنتجت الدراسات أن ABA يثبط بناء إنزيمات التحلل المائي المعتمدة على الجبريلين وذلك بتثبيط نسخ mRNA الخاص بها.

٣- حركة الثغور Stomatal Movement

تحت ظروف قاسية يمر بها النبات مثل الإجهاد المائي والملحي والتجميدي فإن الثغور تُغلق، ويبدو أن لـ ABA دور في الإجهادات التي يتعرض لها النبات مما دعى علماء فسيولوجيا النبات أن يطلقوا عليه اسم هرمون الإجهاد Stress hormone. إن عملية غلق الثغور تحت ظروف الإجهاد المائي مثلاً إنما هي للحد من فقد الماء بواسطة النتح، ويبدو أن تراكم ABA يساعد في عملية الغلق. وهناك عدد من الآليات التي يؤثر بها ABA في التحكم بفتح الثغور وغلقها والسيطرة على المحتوى المائي في النبات:

(١) وجود مستقبلات خاصة بـ ABA على السطح الخارجي للأغشية البلازمية وبالتالي فإن ABA قد يسبب غلق الثغور بتعديل القنوات الأيونية ونشاط المضخة البروتونية.

(٢) تحوير خصائص الأغشية البلازمية بحيث يزداد تدفق الماء وامتصاص الأيونات في منطقة الجذر. وعليه فإن ABA ينظم انتفاخ الخلايا ليست بالحد من النتح عن طريق غلق الثغور وإنما بزيادة تدفق الماء إلى الجذور. يؤدي ABA إلى زيادة التوصيل الهيدروليكي (إنقاص مقاومة الماء) وبتعجيل امتصاص الأيونات حيث يهبط التدرج في الجهد المائي بين التربة والجذور. وقد أوضحت بعض الدراسات بأن ABA يحفز نمو الجذور لزيادة كفاءة عملية امتصاص الماء ويكبح نمو الأوراق لإنقاص فقد الماء. وهذه بحد ذاتها تعد صفة تأقلمية تحت ظروف الجفاف.

(٣) قد يؤثر ABA في غلق الثغور وذلك من خلال التحكم في الأحداث المسؤولة عن حركة الثغور. وستكون هناك مناقشة حول ذلك في الفصل السابع عشر.

٤- إنفصال الأوراق والشيخوخة Abscission and Senescence

كما هو معروف فإن ABA قد عُزل على أنه عامل مسبب لانفصال الأوراق Abscission - causing factor، بيد أن ذلك قد ينطبق على عدد قليل من الأنواع النباتية حيث أن هرمون الإثيلين هو الذي يسبب انفصال الأوراق. كذلك فإن لـ ABA دور في تعجيل شيخوخة أعضاء النبات من خلال تنشيط تحلل الكلوروفيل والأحماض النووية والبروتينات.

٥- تنظيم بناء البروتينات Regulation of Protein Synthesis

لقد أوضحت الدراسات التي أجريت في السنوات العشر الأخيرة بأن ABA يؤثر في بناء البروتين تحت ظروف عديدة منها الحرارة والبرودة والملوحة وشح الماء. ويبدو أن ABA يؤثر في سيطرة النسخ المؤدي إلى بناء بروتينات جديدة، وبالمقابل فإن ABA يثبط إنزيم ألفا-أميليز المستحث بالجبريلين بتقليل مستويات mRNA. وتشير

الدراسات الجزيئية الخاصة بتنظيم عمل المورث بواسطة الهرمونات بأن ABA مثلاً يستحث تشفير البروتينات الغنية بالجلايسين فضلاً عن تشفير منشط المورث Gene promoter في نبات القمح وثمة دراسة أخرى قد وصفت مورثاً في نبات الأرز Rice المستحث بـ ABA أو الإجهاد المائي.

الإثيلين Ethylene

وهو غاز هيدروكربوني ذو تركيب كيميائي C_2H_4، ويعد هرمون نباتي منذ فترة قصيرة، لكن أولى الإشارات التي أكدت أن الإثيلين مُنتج طبيعي لأنسجة النبات جاءت من قبل Cousins (١٩١٠) الذي لاحظ بأنه حينما يشحن البرتقال مع الموز في حاوية واحدة فإن الموز ينضج قبل أوانه. واستطاع Gane (١٩٣٤) أن يشخص الإثيلين كيميائياً كناتج طبيعي من أيض النبات وبسبب تأثيره في النبات فقد صنف على أنه هرمون. ولكن في العام ١٩٥٩ استطاع Burg و Thimann من تحديد الكثير من ملامحه وخصائصه باعتباره أحد منظمات نمو النبات.

يتكون الإثيلين في العديد من الكائنات الحية ويتحرر بسهولة من أنسجة النباتات الراقية حيث يؤثر في أنسجة أو أعضاء أخرى. ويوضح الشكل (١٥-٣٥) التركيب الكيميائي للإثيلين وبعض المركبات المشتقة منه ونتائج أكسدته.

البناء الحيوي Biosynthesis

يعد الحامض الأميني الميثيونين Methionine هو البادىء لإنتاج الإثيلين. ويوضح الشكل (١٥-٣٦) التفاعلات التفصيلية للبناء الحيوي للإثيلين وكذلك تفاعلات خاصة بتنظيم وجوده في جسم النبات. وإن من أهم العوامل المؤثرة في بنائه:

١- حالة النمو والتكوين.
٢- الظروف البيئية.
٣- هرمونات النبات.
٤- الأضرار الفيزيائية والكيميائية التي يتعرض لها النبات.

الأثيلين
Ethylene

أكسيد الأثيلين
Ethylene oxide

جلايكول الأثيلين
Ethylene glycol

$$H_2C=CH_2 \xrightarrow{[O]} H_2C\underset{O}{-}CH_2 \xrightarrow{[O]} HOOC-COOH \rightarrow CO_2$$

الأثيلين Ethylene — أكسيد الأثيلين Ethylene oxide — حامض الأكساليك — ثاني أكسيد الكربون

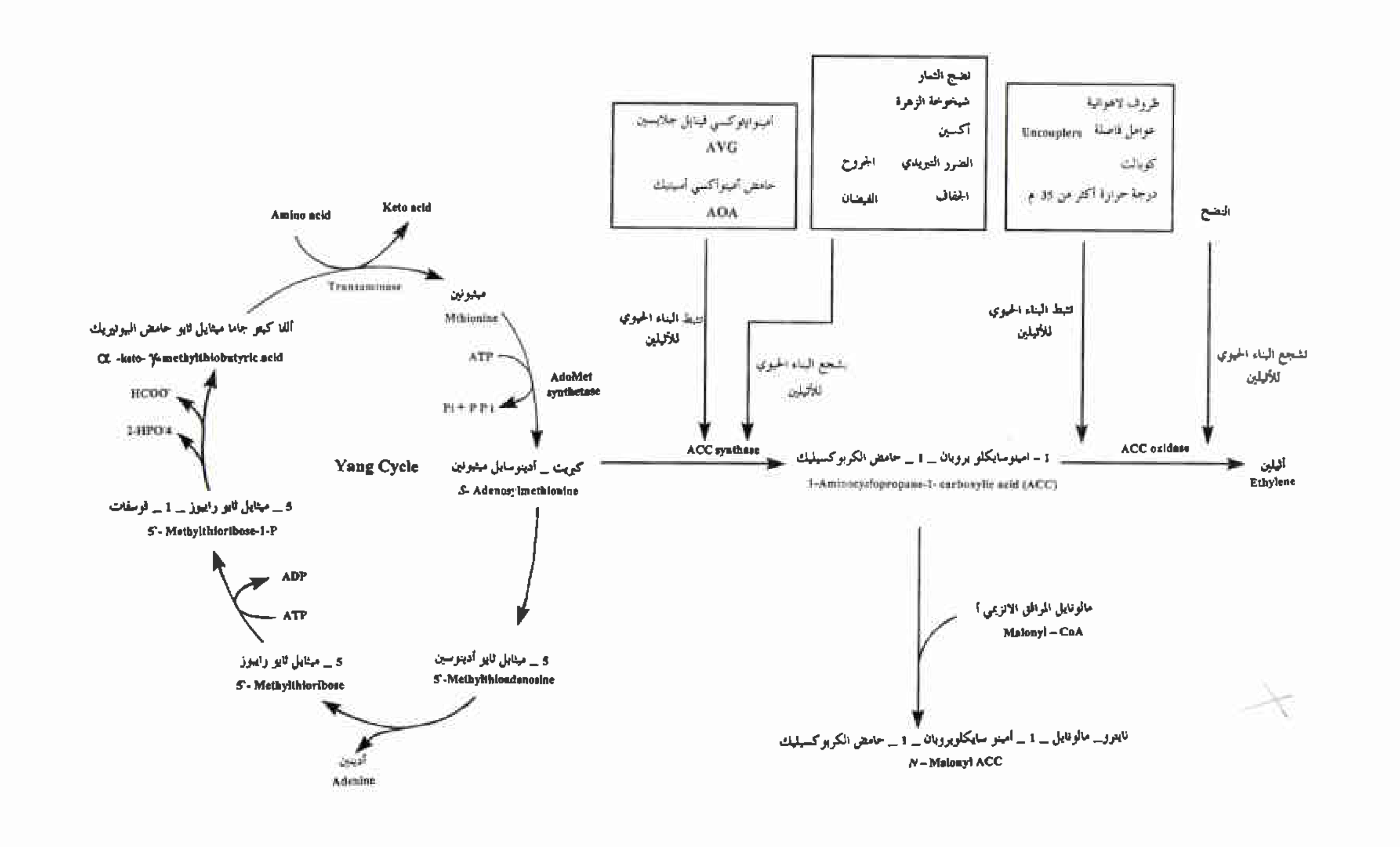
شكل (١٥-٣٥)

التركيب الكيميائي للإثيلين والمركبات المشتقة منه ونتائج أكسدته

تعد مرحلة نضج الثمار من العمليات التكوينية التي تُنظم بواسطة الإثيلين. وتزداد بعض المواد والإنزيمات في الثمار كلما اقتربت من النضج. فبالإضافة إلى الإثيلين و 1- Amino- cyclopropane-1- carboxylic acid (ACC)، هناك الإنزيم المكون للإثيلين Ethylene Forming Enzyme (EFE)تزداد جميعاً خلال نضج الثمار (شكل ١٥-٣٧).

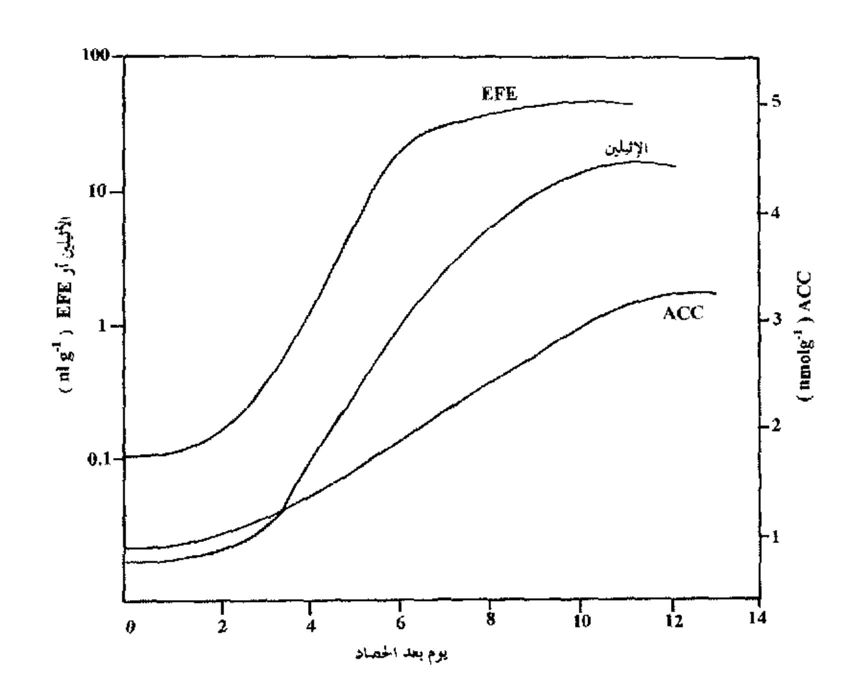
كذلك فإن شتى أنواع الإجهادات التي يتعرض لها النبات مثل الفيضانات والجفاف والبرودة القاسية فضلاً عن الجروح من شأنها الإسراع في بناء الإثيلين حيث تحفز التفاعل:

(SAM) S-Adenosy methionine ⟶ (ACC) 1- Amino- cyclopropane-1- carboxylic acid



(شكل (١٥-٣٦)

البناء الحيوي للإثيلين



شكل (١٥-٣٧)

التغيرات الحاصلة في ACC ونشاط الإنزيم المكون للإثيلين EFE وتركيز الإثيلين أثناء نضج ثمار نوع من التفاح

ومن جانب آخر فإن الأكسين يعجل من بناء الإثيلين حيث يساعد في تحويل SAM إلى ACC. وقد وجد أن مثبطات البروتين تقوم بإيقاف بناء ACC وإيقاف بناء الأُكسين الذي يستحث بناء الإثيلين، وهذا من شأنه أن يؤكد بأن بناء إنزيم ACC synthase بسبب الأُكسين إنما يؤدي إلى بناء الإثيلين. وقد تأكدت العلاقة بين الأُكسين والإثيلين في دراسات حديثة حيث زاد ACC Synthase mRNA في الثمار استجابة للجروح ومعاملة الأُكسين.

الاستجابات الفسيولوجية للإثيلين The Physiological Responses of Ethylene

ويمكن تلخيصها بما يلي:

١- انفصال أعضاء النبات Abscission.

٢- الانحناء (الالتواء) السفلية للأوراق Epinasty: حيث توصف حالة انحناء الأوراق إلى الأسفل الذي يحصل بسبب نمو الجزء العلوي من السويقة أسرع من نمو الجزء السفلي.

٣- الاستجابة الثلاثة Triple response: وهي استجابة بادرات البسلة (البازلاء) الشاحبة للإثيلين وذلك بتخفيض معدل الاستطالة وزيادة الاتساع الجانبي ويؤدي ذلك إلى

انتفاخ المنطقة تحت القمية.

٤- كمون البراعم والبذور Bud and seed dormancy

٥- تشجيع النمو وتكوين الجذور Growth promotion and induction of roots

٦- التزهير Flowering

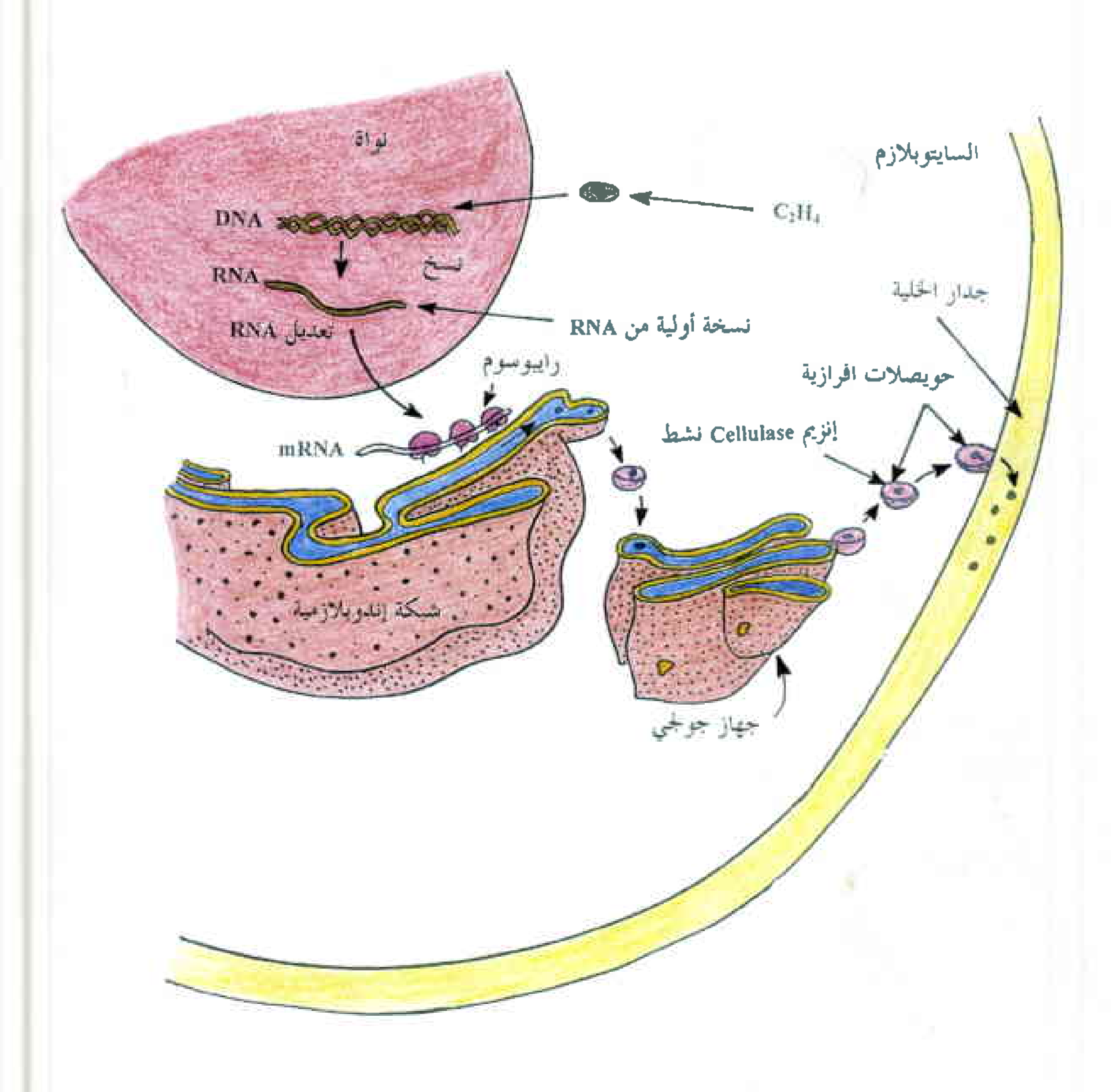
٧- شيخوخة الأوراق والأزهار Leaf and flower senescence

آلية فعل الإثيلين The Mechanism of Ethylene Action

أوضحت دراسات عديدة بأن الإثيلين يتداخل مع مستقبل حاوي على الزنك أو النحاس، وعند استعمال إثيلين مشع (Labeled) فإنه وجد مرتبط مع جهاز جولجي (الدكتيوسومات) أو الشبكة الإندوبلازمية. ويمكن تثبيط هذا الارتباط باستعمال الإنزيمات المحللة للبروتين والذي يوحي بأن مستقبل الهرمون ماهو إلا بروتين تام في الغشاء.

وقد قدمت أدلة كيميائية تشير بأن مستقبل الإثيلين ماهو إلا بروتين حاوي على النحاس الذي قد يكون معنياً بأكسدة الإثيلين حيث قد ترتبط آلية فعل الإثيلين مع تحوله إلى أكسيد الإثيلين وجلايكول الإثيلين Ethylene glycol.

ومن أهم العمليات المعقدة التي يشترك بها الإثيلين هي عملية نضج الثمار. وأن عملية تليين الجدر الخلوية المرتبطة مع النضج إنما تتزامن مع زيادة نشاط إنزيمات تحلل الكربوهيدرات مثل: Cellulase و Polygalacturonase التي تسهل تفاعلات التحلل المائي للسليولوز والبكتين على التوالي. وخلال نضج الثمار فإن الإثيلين يعجل من تراكم mRNA خاص بالإنزيمين أعلاه. إن تلك الملاحظات تشير بوضوح إلى أن الإثيلين ينظم نسخ المورثات المسؤولة عن تشفير إنزيمات هضم الجدار الخلوي (شكل ١٥-٣٨).



شكل (١٥-٣٨)

نموذج افتراضي لعملية استحثاث بناء إنزيم Cellulase بوساطة الإثيلين خلال نضج ثمرة الأفوكادو Avocado

مركبات عديدة الأمين Polyamines

عديدة الأمين مجموعة من مركبات تحوي واحدة أو أكثر من مجاميع الأمين (شكل ١٥-٣٩). تُبنى هذه المركبات من الأحماض الأمينية أرجينين ولايسين. كذلك فإن البناء الحيوي لمركبات سبيرمدين Spermidine وسبيرمين Spermine تتضمن اشتراك مركب كبريت - أدينوسايل ميثيونين S-adenosylmethionine، والمركب الأخير ماهو إلا مركب وسطي في عملية البناء الحيوي للإثيلين. توجد هذه المركبات عادة مقترنة مع مركبات فينولية مثل حامض الكوماريك Coumaric acid وحامض الكافيك Caffeic acid. وقد وجد أن هذه المركبات ترتبط مع الأحماض النووية بسهولة، وهذا يعني أنها تؤثر في بناء ونشاط الجزيئات الكبيرة فضلاً عن التأثير في نفاذية الأغشية. كذلك فإن عديد الأمين بيوتريسين Putrescine يؤدي دوراً في حث التأقت الضوئي لبعض نباتات اليوم الطويل Long Day Plants (LDP) والذي وجد بتركيزات معينة في اللحاء مما يوحي بأنه محفز للتزهير في تلك النباتات.

براسينات Brassins

وهي خليط من مركبات تسمى أيضاً براسينوستيرويدات Brassinosteroids والتي توجد على أسطح الأغشية البلازمية. ومن أهم تلك المركبات براسينولايد Brassinolide الذي يوجد بتركيزات طفيفة في مختلف أعضاء النبات. تؤثر هذه المركبات في استطالة الخلايا للسويقة تحت الفلقية Epicotyl لفول الصويا. وهو يعمل بالتعاون مع الأكسينات في إبداء التأثيرات التنشيطية للنمو (شكل ١٥-٤٠).

كومارين Coumarin

وهي مجموعة من مركبات طبيعية من لاكتونات غير مشبعة Unsaturated lactons والتي تُشتق من الحامض الأميني فينايل ألانين. توجد هذه المركبات في النباتات الوعائية ولكنها توجد بشكل خاص في البقوليات والحبوب ويُعزى إليها الرائحة الخاصة الموجودة في القش الجديد. وهي مركبات مثبطة لاستطالة الغمد الورقي للشوفان الناجمة عن الأكسين. بيد أن للتركيزات الطفيفة من هذه المركبات تأثيراً محفزاً للنمو. كذلك فإنها تثبط الإنبات وإليها يُعزى كمون البذور (شكل ١٥-٤١).

الفايتوكروم Phytochrome

معنى كلمة فايتوكروم صبغ نباتي. ومن بين الصبغات التي تحث الاستجابات الخاصة بالتشكيل الضوئي Photomorphogenesis في النباتات تلك الصبغات ذات الأهمية القصوى والتي تمتص الضوء الأزرق والضوء الأحمر. والمستقبلات الضوئية الخاصة بالضوء الأزرق يمكن ملاحظتها في حركات الثغور والانتحاء الضوئي Phototropism. وفي هذا الجزء سنركز على المستقبل الضوئي الخاص بالضوء الأحمر والذي يسمى الفايتوكروم.

$$H_2N-(CH_2)_4-NH_2$$

بيوتريسين

Putrescine

$$H_2N-(CH_2)_3-NH-(CH_2)_4-NH_2$$

سبيرميدين

Spermidine

$$H_2N-(CH_2)_3-NH-(CH_2)_4-NH-(CH_2)_3-NH_2$$

سبيرمين

Spermine

شكل (١٥-٣٩)

مركبات عديدة الأمين Polyamines

شكل (١٥-٤٠)

أحد مركبات البراسينات Brassins

ترانس ـ حامض سيناميك
trans – Cinnamic acid

سكوبوليتين
Scopoletin

كومارين
Coumarin

شكل (١٥-٤١)

من مشتقات فينايل ألانين Phenylalanine

مركبات كومارين Coumarins

تركيب الفايتوكروم وخصائصه Structure and Properties of Phytochrome

لقد شُخص الفايتوكروم كمركب كيميائي ووضع له اسم في عام ١٩٥٩. وكان لاكتشاف تأثير الضوء الأحمر (٦٥٠ - ٦٨٠ نانومتر) على التشكل الظاهري Morphogenesis في النبات وانعكاس هذا التأثير باستعمال ضوء ذو موجات أطول (٧١٠ - ٧٤٠ نانومتر) والذي يسمى ضوء أحمر بعيد Far-red من دور كبير في فهم هذا المركب. ومن الظواهر البارزة في هذا المجال هو إنبات بذور الخس تحت تأثير الضوء الأحمر والأحمر البعيد، حيث لاحظ علماء فسيولوجيا النبات أن الضوء الأحمر ينشط إنبات بذور الخس، بينما إذا شععت تلك البذور بضوء أحمر بعيد مباشرة بعد التشعيع بالضوء الأحمر فإن التأثير يصبح معكوساً حيث يُثبط الإنبات. ويمكن أن نستنتج أن المستقبل الضوئي لهذا النظام لابد وأن يكون منعكس ضوئياً بمعنى أنه يغير خصائصه الامتصاصية (تغير اللون) بعد المعاملة بالضوء الأحمر والأحمر البعيد. وبالفعل فإن الفايتوكروم في النبات النامي في الظلام يكون بشكل يمتص الضوء الأحمر Pr الذي يمتاز بلون أزرق والذي يتحول بواسطة الضوء الأحمر إلى شكل يمتص الضوء الأحمر البعيد Pfr والذي يمتاز بلون أخضر مزرق. والشكل Pfr يتحول إلى Pr بواسطة الضوء الأحمر البعيد.

$$\text{Pr} \underset{\text{ضوء أحمر بعيد}}{\overset{\text{ضوء أحمر}}{\rightleftharpoons}} \text{Pfr}$$

ويوضح الجدول (١٥-٢) نتائج أبحاث أجريت على بذور نبات الخس.

وتؤكد نتائج الدراسات حول الموضوع أن الشكل Pfr هو الأكثر نشاطاً وهو المؤثر في مختلف الفعاليات الفسيولوجية بينما العكس في حالة الشكل Pr. ويوضح الشكل (١٥-٤٢) ملخصاً للعمليات المنظمة لتحول الفايتوكروم في الخلايا.

ودراسة التركيب الكيميائي للفايتوكروم تؤكد أنه بروتين مرتبط تساهمياً مع حامل صبغة Chromophore وهذا بمثابة سلسلة مفتوحة من بايرول رباعي Tetrapyrrole (شكل ١٥-٤٣). لكن الفايتوكروم في حقيقته مزدوج Dimer مؤلف من وحدتين II, I Monomers وكل وحدة مؤلفة من حقلين Domains، الأول (A) بمثابة حقل رابط لحامل الصبغة بينما الثاني (B) بمثابة حقل صغير غير حامل للصبغة (شكل ١٥-٤٤). ومن الجدير بالذكر فإن شكل الفايتوكروم قد يكون مهماً لأداءوظيفته في الخلية حيث أنه

بيضاوي أكثر مما هو كروي، وأنه يتداخل مع الأغشية عن طريق التغيرات الشكلية للحقول غير الحاملة للصبغات (B domains).

جدول (١٥-٢)

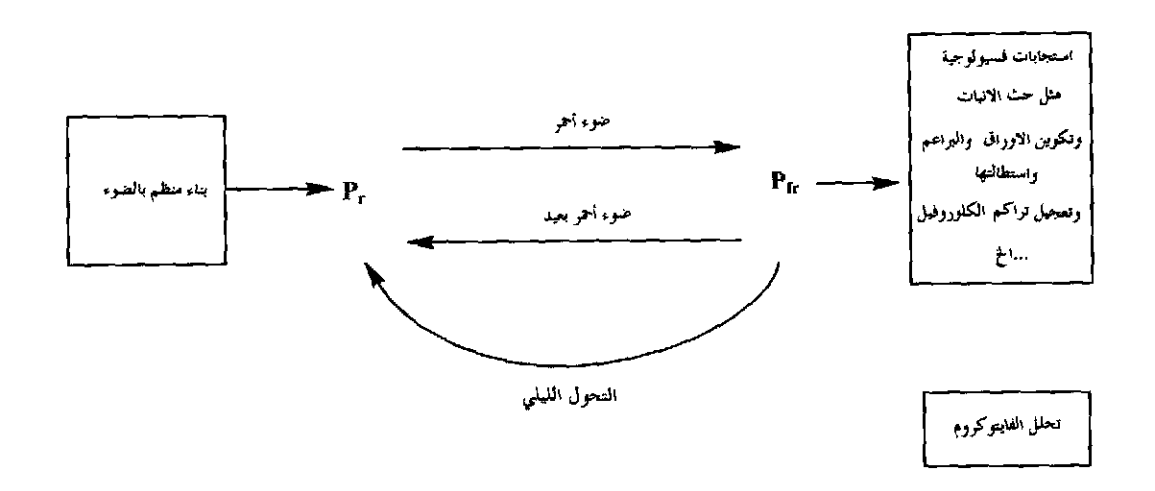
السيطرة على إنبات بذور الخس بواسطة التشعيع بالضوء الأحمر Red والضوء الأحمر البعيد Far-red

التشعيع	النسبة المئوية للإنبات
أحمر	٧٠
أحمر - أحمر بعيد	٦
أحمر - أحمر بعيد - أحمر	٧٤
أحمر - أحمر بعيد - أحمر - أحمر بعيد	٦
أحمر - أحمر بعيد - أحمر - أحمر بعيد - أحمر	٧٦
أحمر - أحمر بعيد - أحمر - أحمر بعيد - أحمر - أحمر بعيد	٧

(Devlin and Witham, 1983)

آلية فعل الفايتوكروم Phytochrome Mode of Action

يبدأ عمل الفايتوكروم بامتصاص الضوء بواسطة الصبغة وهذا يؤدي إلى تغير في الخصائص الجزيئية له بحيث يمكن أن يستحث سلسلة من التفاعلات الخلوية التي تنتهي بتغير في النمو. وتشير الدراسات أن الفايتوكروم مرتبط بالأغشية البلازمية بعد التشعيع بالضوء الأحمر أما الخلايا غير المشععة فإن أغشيتها تكاد تخلو من الفايتوكروم. ويؤدي ارتباط Pfr مع أغشية الخلية إلى تغيرات في الجهد الكهربائي عبر الأغشية وهذا بالنتيجة يُغير تدفق الأيونات. ومن الملاحظات بهذا الخصوص هو أن الضوء الأحمر يستحث التدفق إلى الداخل Influx للكالسيوم عند الأغشية البلازمية لخلايا الشوفان. وأن الاستجابات المنظمة بالكالسيوم Ca^{2+} - regulated responses تحتاج بروتين رابط للكالسيوم Ca^{2+} - binding protein. ويعد كالموديولين Calmodulin من البروتينات التي توصل التغيرات الصغيرة لأيون الكالسيوم إلى استجابات فسيولوجية رئيسية. وللكالموديولين ألفة عالية مع الكالسيوم حيث يتحول إلى شكل منشط والذي يحفز كثير من الإنزيمات المنظمة وعليه يمكن وضع تصورات لدور Ca^{2+} في استجابات الفايتوكروم:



شكل (١٥-٤٢)

ملخص لبعض خواص الفايتوكروم في الخلايا

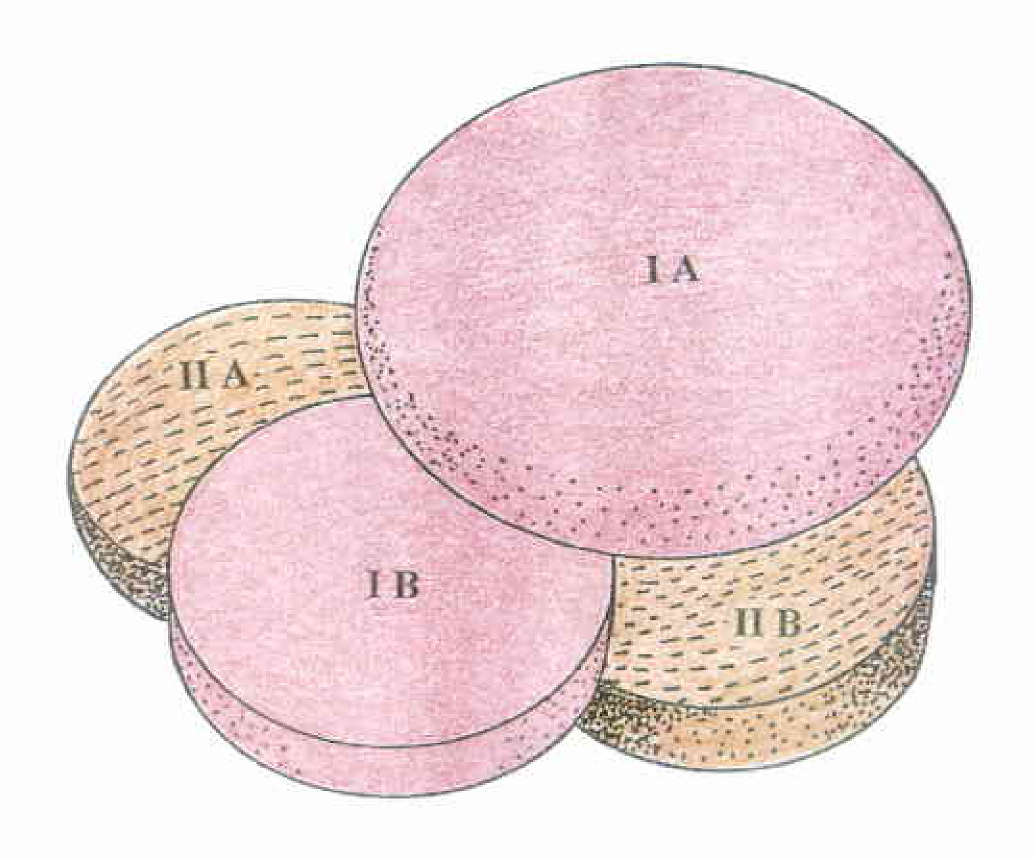
LEU – ARG – ALA – PRO – HIS – SER – CYS – HIS – LEU – GLN – TYR

HOOC COOH

H_3C S H_3C H H H O N H N H N N H O

شكل (١٥-٤٣)

تركيب الفايتوكروم حيث يبدو بمثابة سلسلة مفتوحة من بايرول رباعي مرتبط تساهمياً مع بروتين



شكل (١٥-٤٤)

تركيب المزدوج Dimer الخاص بالفايتوكروم

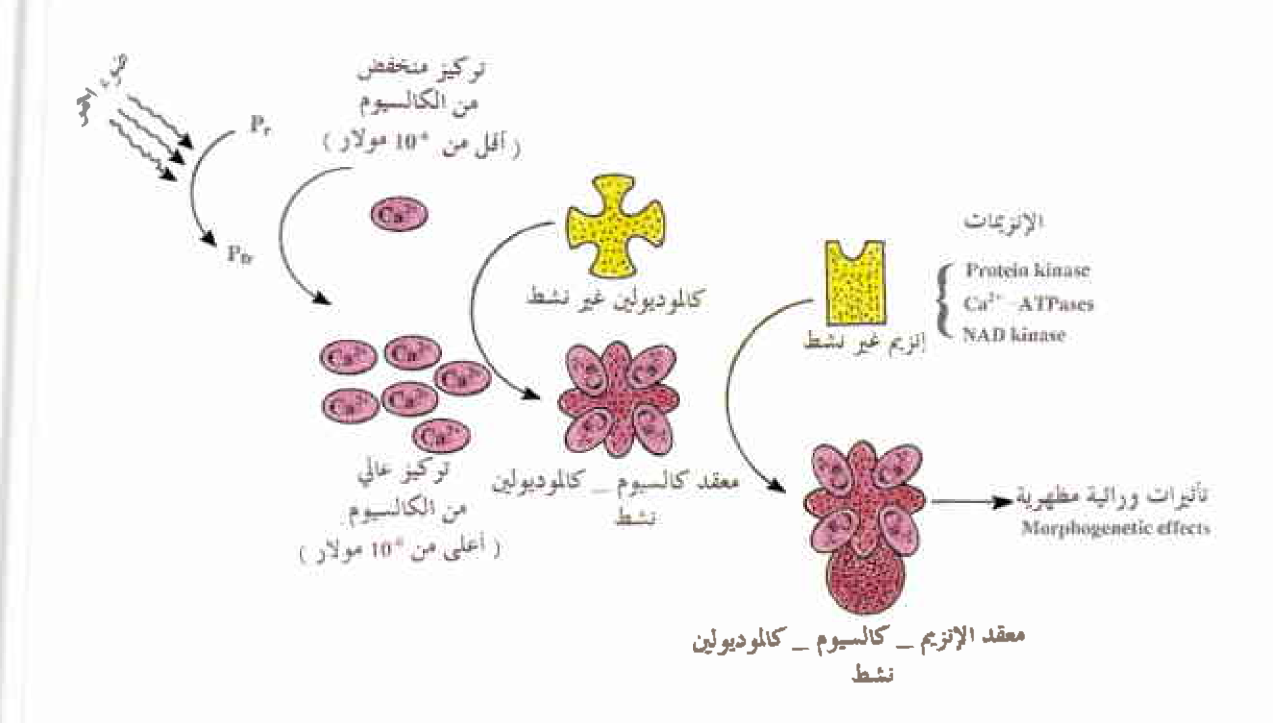
(Taiz and Zeiger, 1998)

١- يشجع Pfr زيادة Ca^{2+} في العضيات الخلوية.

٢- بعض الإنزيمات المحفزة بـ Pfr تتحفز أيضاً بالكالموديولين.

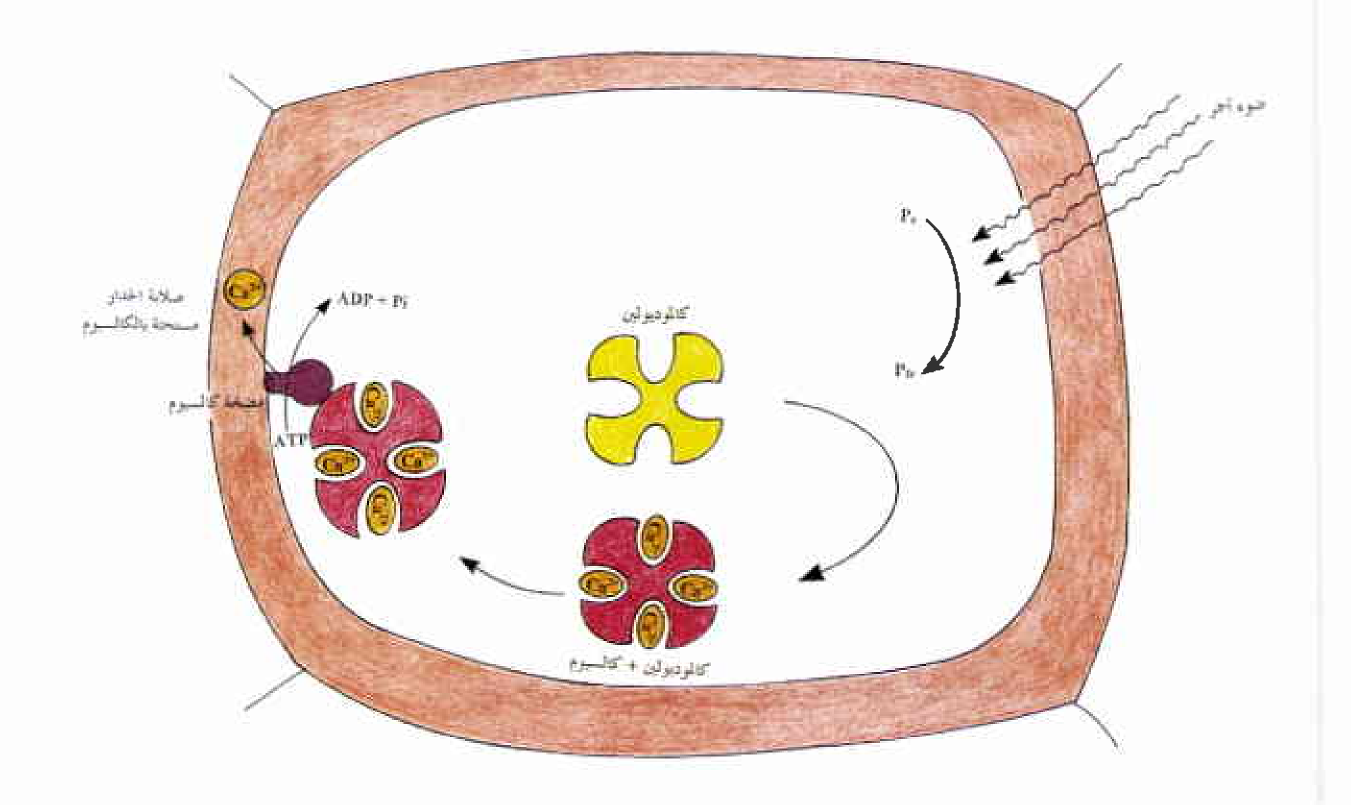
٣- مثبطات الكالموديولين لابد وأن تتداخل مع بعض الاستجابات المتحفزة بالضوء (شكل ١٥-٤٥).

ومن جانب آخر فإن تثبيط الاستطالة الخلوية بواسطة الضوء الأحمر قد ترتبط بدور كالموديولين المنشط بالكالسيوم الذي يسيطر على Ca^{2+} - ATPase الذي يضخ Ca^{2+} إلى جدار الخلية النباتية. وهذا من شأنه أن يثبط بعض العمليات الكيموحيوية اللازمة إلى ليونة الجدار الخلوي واتساع الخلية (شكل ١٥-٤٦).



شكل (١٥-٤٥)

نموذج افتراضي لأحداث متحفزة بواسطة تنشيط الفايتوكروم



شكل (١٥-٤٦)

نموذج يوضح تنظيم الفايتوكروم لتمدد الجدار الخلوي بواسطة كالموديولين منشط بالكالسيوم

الفصل السادس عشر

التحكم في التزهير

The Control of Flowering

تتضمن دورة حياة النباتات الزهرية طورين أساسيين هما:

أ - طور النمو الخضري Vegetative growth phase

ب - الطور التكاثري Reproductive phase

وقد يكون هذان الطوران متميزين في بعض النباتات كالقمح وتباع الشمس، حيث ينتهي نمو المجموع الخضري بنورة زهرية Inflorescence. إلا أن هذا التميز قد لايكون واضحاً في نباتات أخرى مثل الفاصوليا والطماطم حيث تتكون الأزهار أبطياً مع استمرار نمو المجموع الخضري. وبالرغم من ذلك، فإن هناك في كل الأحوال حدود معينة للنمو الخضري في تلك النباتات.

تجري عملية الانتقال من طور النمو الخضري إلى الطور التكاثري بطريقة مثيرة (دراماتيكية) Dramatic والتي تشمل تغيرات في نمط التميز Differentiation عند منطقة الأنسجة الإنشائية القمية والتي تؤدي إلى تكّونْ وتطور الأعضاء الزهرية من أوراق الكأس والتويج فضلاً عن المتوك والكربلات. وتجري عملية الانقسام الميوزي Meiosis في التراكيب الأخيرة لتكوين حبوب اللقاح والأكياس الجنينية فيها. وباندماج الأنوية الذكرية والبيضات تتكون الأجنة التي تعيد دورة الحياة ثانية.

تشترك في عملية التزهير تركيبات متخصصة مختلفة تماماً عن التركيبات التي تساهم في طور النمو الخضري. وتدعى الأحداث التي تجري في قمة المجموع الخضري لإنتاج الأزهار بالإثارة الزهرية Floral evocation. وتختلف النباتات في توقيت التزهير، فقد يرتبط ذلك مع عمر النبات وحجمه والذي يسمى بالتنظيم الذاتي Autonomous regulation. بيد أن بعض النباتات تحتاج إلى إشارات بيئية خاصة والتي يُطلق عليها بالاستجابة النوعية أو الإجبارية، Qualitative response (Obligate)، كما في نبات الشبيط *Xanthium strumarium*، وثمة نباتات أخرى تسرع في عملية التزهير

بإشارات بيئية معينة إلا أنها في نهاية الأمريمكن أن تزهر بغياب مثل هذه الإشارات والتي يطلق عليها بالاستجابة الكمية أو الاختيارية Quantitative response (Facultative) كما في نباتات الحبوب الربيعية Spring cereals. وتعتمد عملية التزهير في المجموعة الأخيرة على أنظمة تزهير ذاتية وبيئية. وعليه فإن عملية التزهير في النباتات الراقية منظمة بواسطة نوعين من العوامل:

أ - العوامل البيئية Environmental factors: مثل طول النهار ودرجة الحرارة. وتدعى آلية استجابة النبات لطول النهار لإحداث التزهير بالتأقت الضوئي Photoperiodism. أما آلية استجابة النبات للبرودة لإحداث التزهير فتدعى بالارتباع Vernalization. هذا فضلاً عن عوامل بيئية أخرى مثل الإشعاع الضوئي Light radiation والإجهاد المائي Water stress.

ب - العوامل الداخلية Endogenous factors: مثل الإيقاعات اليومية Circadian rhythms والهرمونات Hormones والمغذيات Nutrients.

إكتمال نمو النبات Plant Maturity

يوصف النبات بأنه حديث أو غض Juvenile عندما يكون في الطور الخضري من النمو، لكنه يصبح مكتمل النمو حينما يدخل مرحلة إنتاج الأزهار. وأثناء عملية الانتقال من طور الحداثة Juvenility إلى طور اكتمال النمو Maturity لابد من حدوث تغيرات في الخصائص الخضرية. وتشمل تلك التغيرات الشكل الظاهري للأوراق وترتيبها على الساق والقدرة التجذيرية Rooting capacity وغيرها. والنباتات التي أكملت مرحلة الحداثة فإنها تدخل مرحلة اكتمال النمو باتجاه التزهير Ripeness-to-flower . ويمكن مناقشة بعض الجوانب الخاصة باكتمال نمو النبات:

أ - التغيرات في القمة النامية Changes in Shoot Apex: تمر القمم النامية للمجموع الخضري للنباتات الزهرية بثلاث مراحل تطورية وهي:

١- طور الحداثة Juvenile phase

٢- طور البلوغ الخضري Adult vegetative phase

٣- طور البلوغ التكاثري Adult reproductive phase

والفرق الرئيسي بين طور الحداثة وطور البلوغ الخضري هو أن الأخير يمتلك القدرة على تكوين التراكيب التكاثرية. كذلك فإن عملية الانتقال هذه تتزامن في الغالب مع تغيرات في شكل الورقة وترتيب الأوراق وتكوين الأشواك والقدرة التجذيرية فضلاً

عن قدرة الاحتفاظ بالأوراق خصوصاً في النباتات النفضية Deciduous. وتحدث تلك التغيرات في مختلف أنواع النباتات خصوصاً النباتات الخشبية. وتبدو عملية التحول تدريجية (شكل ١٦-١)، حيث أن التنظيم الزمني للمراحل الثلاث ينعكس على التدرج المكاني للحداثة والبلوغ على طول المحور الخضري. وبما أن النمو الطولي محدد في الأنسجة الإنشائية القمية فإن الأنسجة والأعضاء الحديثة تتكون أولاً عند قاعدة المجموع الخضري وتليها الأعضاء الخضرية البالغة وأخيراً التراكيب التكاثرية (شكل ١٦-٢). وتتراوح فترة طور الحداثة من عدة أيام في النباتات العشبية وحتى عشرات السنين في النباتات الخشبية. ومن الجدير بالملاحظة فإن التراكيب الخاصة بطور الحداثة تشغل معظم جسم النبات في النباتات الخشبية وتتركز التراكيب الخاصة بطور البلوغ الخضري والتكاثري في المناطق الطرفية والمحيطية للمجموع الخضري.

أوضحت الدراسات والبحوث أن وصول النباتات حجماً كبيراً يعد أكثر أهمية من العمر الزمني في تحديد عملية الانتقال إلى طور البلوغ. فقد وجد أن الظروف التي تعيق النمو مثل نقص العناصر والضوء المنخفض والإجهاد المائي ونزع الأوراق Defoliation فضلاً عن درجات الحرارة المنخفضة يمكن أن تطيل فترة طور الحداثة وأن تسبب إعادة طور الحداثة Rejuvenation للأغصان البالغة. وبالعكس من ذلك فإن الظروف التي تشجع النمو النشيط من شأنها أن تعجل من عملية الانتقال من طور الحداثة إلى طور البلوغ والتزهير. وقد وجد أن النبات لابد وأن يصل حجماً معيناً حتى يمكنه الاستجابة إلى محفزات التزهير.

ب حركة المغذيات والهرمونات إلى قمة الساق

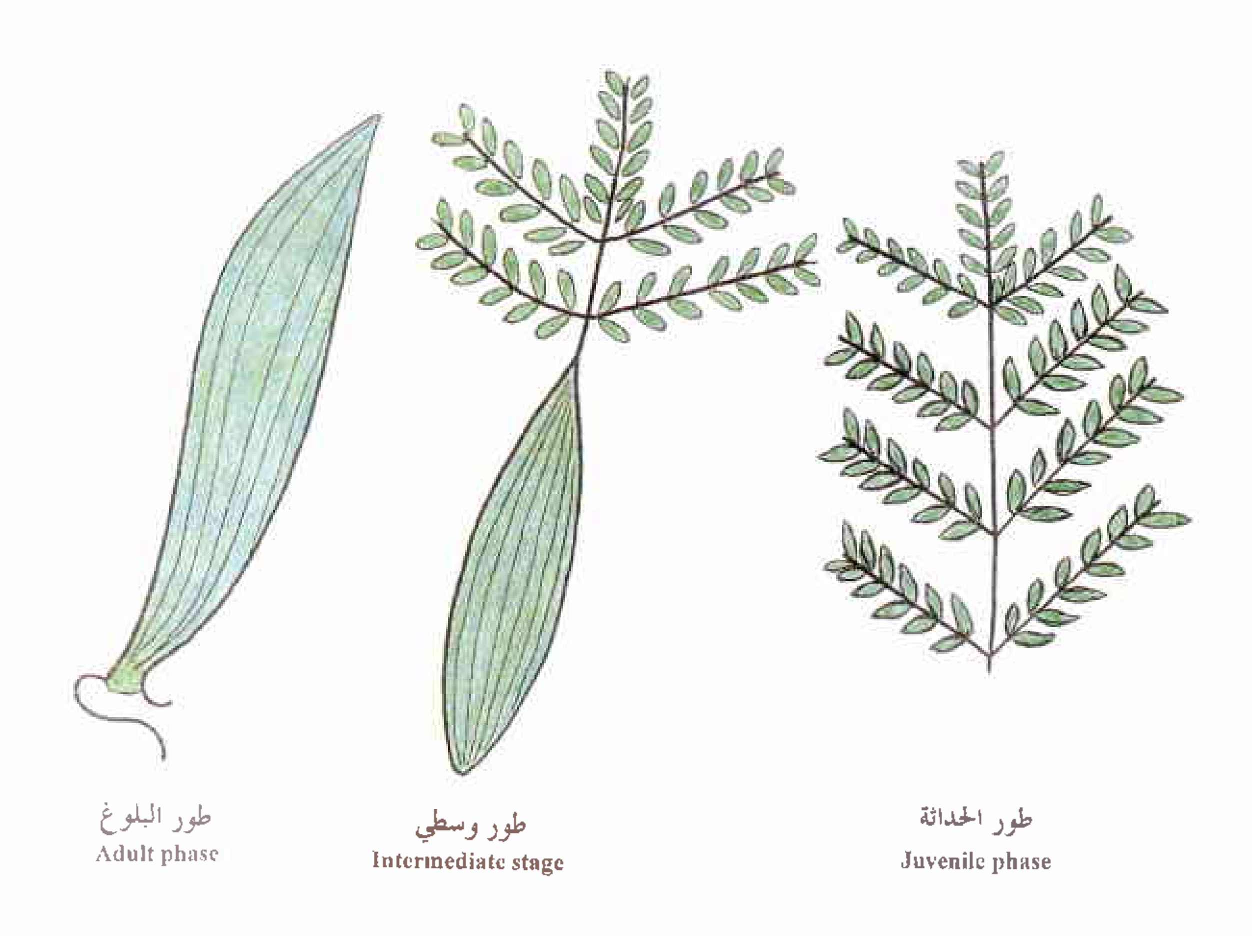
Movement of Nutrients and Hormones to the Shoot Apex

تتطلب عملية الانتقال من طور الحداثة إلى طور البلوغ مشاركة عوامل عديدة أهمها:

١- دور المغذيات: يؤدي تجهيز الكربوهيدرات إلى قمة المجموع الخضري دوراً مهماً في عملية الانتقال إلى طور البلوغ. ويبدو أن تجهيز المغذيات يساعد في زيادة حجم القمة النامية.

٢- دور هرمونات النمو: دلت نتائج البحوث والدراسات التي أنجزت في السنوات الماضية بأن المعاملة الخارجية للنباتات بالجبريلينات Exogenous GAs من شأنها إسراع عملية التزهير فيها وهي في طور الحداثة. كذلك تعزز دور الجبريلينات الداخلية Endogenous GAs أيضاً في عملية التزهير، حيث أن

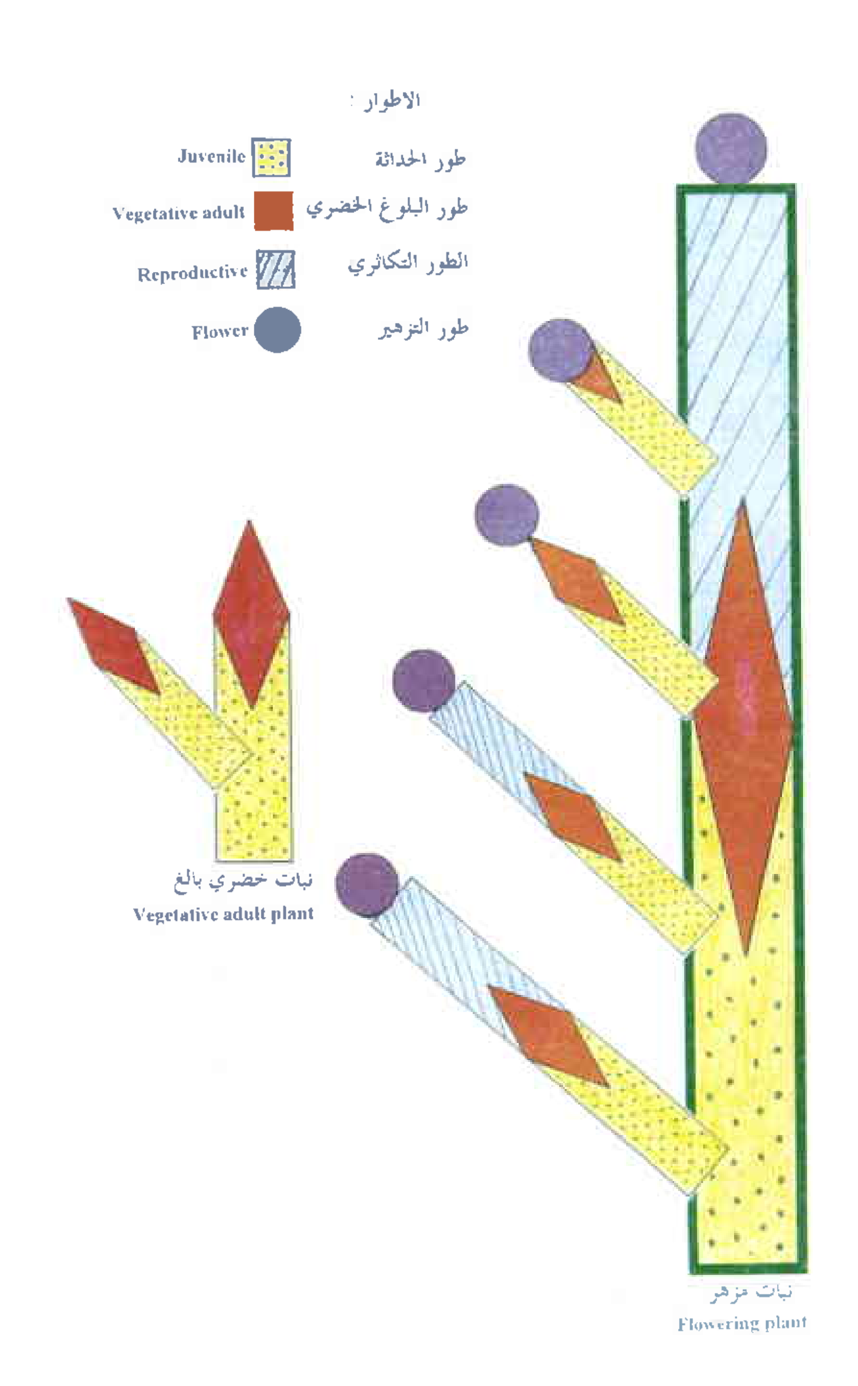
المعاملات التي تشجع التزهير في بعض النباتات (الصنوبريات مثلاً) مثل إزالة الجذور ونقص النيتروجين والإجهاد المائي من شأنها أن تزيد تركيز الجبريلينات فيها. وتبدو هذه النتائج مخالفة لما وجد في نبات حبل المساكين ***Hedera helix*** وغيره من النباتات الخشبية حيث أن معاملة الجبريلينات تؤدي إلى إرجاع تلك النباتات إلى طور الحداثة. تعكس تلك النتائج التعقيد الملازم لتأثير هرمونات النمو في نمو وتطور النباتات. كذلك هناك عدد من محفزات النمو والتي وُصفت على أنها أنواع من هرمونات النمو التي تؤثر في استحثاث عملية التزهير مثل الفلوريجين Florigen والأنثيسين Anthesin والارتباعين (فيرنالين) Vernalin قد تؤدي أدواراً مهمة في تلك العملية.



شكل (١٦-١)

التحولات التدريجية من طور الحداثة إلى طور البلوغ في نبات أكاسيا *Acacia heterophylla*

(Taiz and Zeiger, 1998)



شكل (١٦-٢)

تدرج الأطوار على طول محور النبات ابتداءً من الجزء الأسفل: طور الحداثة وطور البلوغ الخضري والطور التكاثري والأزهار (Taiz and Zeiger, 1998)

التأقت الضوئي Photoperiodism

يمكن تعريف التأقت الضوئي بأنه استجابة الكائن الحي لطول النهار. وقد حور بعض العلماء هذا التعريف ليشمل فترة الظلام أيضاً، حيث أن فترة الظلام مهمة لدرجة أكبر مما لدى فترة الضوء كما سيتضح لاحقاً. وفي الحقيقة بأن قدرة الكائنات الحية في كشف طول النهار تجعل بالإمكان لحادثة ما أن تحدث في وقت محدد من السنة محدثة الاستجابة الفصلية Seasonal response. كما تمتلك الكائنات الحية آلية يمكن من خلالها تحديد حدوث حادثة بعينها في وقت محدد من اليوم محدثة الاستجابة اليومية Daily response. وتتباين استجابات النباتات مع تغيرات فترات الضوء والظلام والتي يمكن أن تكون بطرق مختلفة منها النمو الخضري واستطالة السلاميات والتزهير وإنبات البذور وانفصال الأوراق وغيرها، ولكن عملية التزهير هي الاستجابة الأولى التي درست باستفاضة. وكانت أولى الدراسات العلمية الجادة قد أُنجزت في بدايات القرن العشرين الميلادي على نبات القنب *Cannabis* (Hemp) الذي يُزهر إذا تعرض إلى فترة إضاءة قصيرة (٦ ساعات يومياً)، بينما يبقى هذا النبات في الحالة الخضرية الدائمة حينما يتعرض إلى فترات إضاءة طويلة. وجاءت التفسيرات العميقة حول تأثير طول النهار في دورة حياة النباتات في العشرينيات من القرن العشرين الميلادي من قبل اثنين من الباحثين الأمريكيين (Garner and Allard, 1920) على صنفين من النباتات هما نبات التبغ *Nicotiana tabacum* ونبات فول الصويا *Glycine max*. فقد وجدا أن الصنف الجديد من التبغ Maryland Mammoth ينمو بقوة ويعطي التراكيب الخضرية فقط خلال أشهر الصيف لكنه لايزهر. ولكن حينما ينمى هذا النبات في بيت زجاجي خلال فصل الشتاء فإنه يزهر ويُنتج الثمار بغزارة. كذلك عندما تُنمى نباتات فول الصويا (صنف Biloxi) بفترات متعاقبة خلال فصلي الربيع والصيف، فإن كافة النباتات تُزهر في نهاية فصل الصيف. وهذا يعني أن فترة النمو الخضري تقصر باضطراد مع تأخر مواعيد الزراعة. وقد حاول الباحثان تنظيم عملية التزهير لهذين النباتين بتغيير درجات الحرارة والمغذيات ورطوبة التربة، بيد أن هذه المحاولات لم يحالفها النجاح. وقد كان لتقصير فترة الضوء اليومي لساعات قليلة تأثيراً كبيراً في استحثاث التزهير. وقد أطلق هذان الباحثان مصطلح التأقت الضوئي Photoperiodism على استجابة هذه النباتات إلى طول النهار. وجرى تعميم هذا المصطلح ليشمل استجابات التزهير التي تقوم بها كافة النباتات لطول الفترة الضوئية اليومية، مما حدى بالعلماء إلى تقسيم النباتات إلى ثلاث مجموعات رئيسية.

أ - **نباتات النهار القصير الزهرية** Short-Day Flowering Plants (SDPs): وهي النباتات التي تُزهر عندما يصبح النهار أقصر من فترة حرجة معينة. وهذه النباتات لايمكنها أن تُزهر إذا تعرضت إلى نهار أطول من تلك الفترة الحرجة. وتختلف النباتات في طول النهار الحرج Critical day length.

ب - **نباتات النهار الطويل الزهرية** Long-Day Flowering Plants (LDPs): وهي النباتات التي تُزهر عندما تتعرض إلى نهار أطول من فترة حرجة. كذلك فإن هذه النباتات لايمكنها أن تُزهر إذا تعرضت إلى نهار أقصر من تلك الفترة الحرجة. وتختلف هذه الفترة الحرجة أيضاً حسب نوع النبات.

ج - **النباتات الزهرية المحايدة لطول النهار** Day-Neutral Flowering Plants (DNPs): وهي النباتات التي لاتتأثر كثيراً بطول النهار ويمكن تسميتها النباتات الوسطية Intermediate plants.

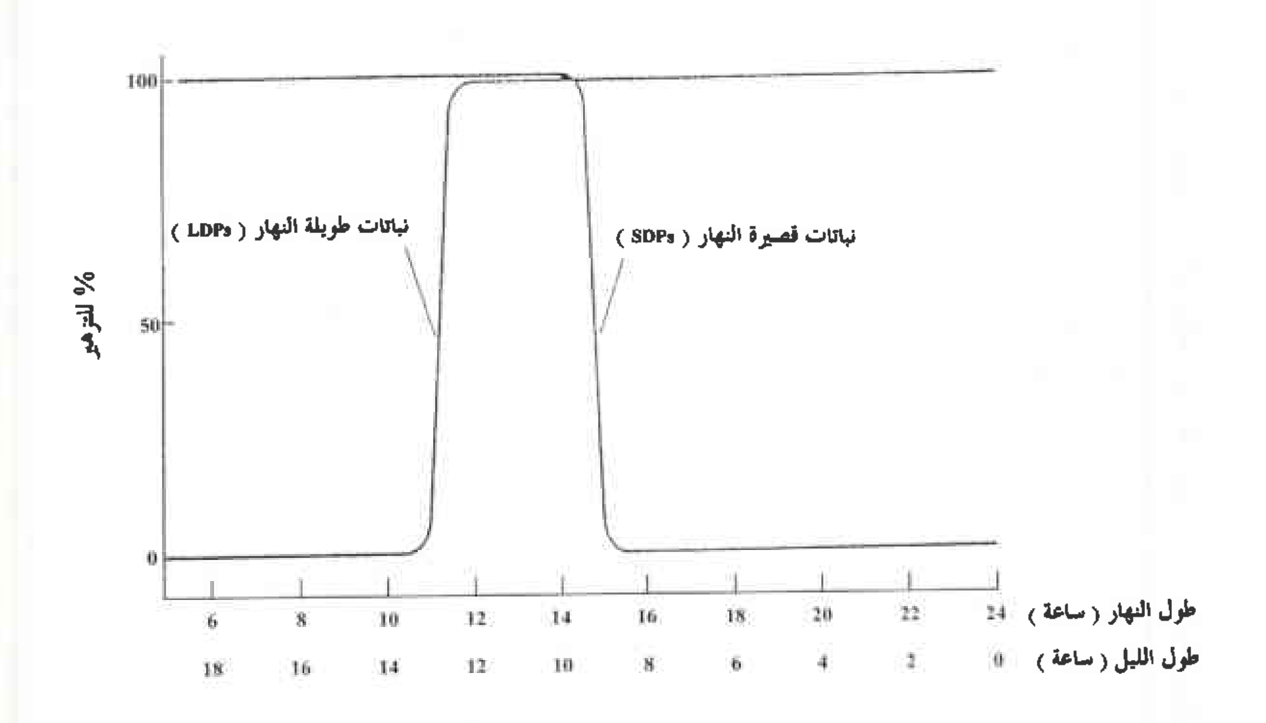
يوضح الجدول (١٦-١) بعض الأمثلة للمجموعات الثلاث من النباتات.

ومن الأهمية بمكان فهم مبدأ طول النهار الحرج Critical day length وبالتالي يمكن التمييز بين SDPs و LDPs. فنبات الشبيط *Xanthium* ونبات السكران الأسود *Hyoscyamus niger* يُزهران في نهارات تتراوح أطوالها بين ١٢ ساعة و ١٥ ساعة. ويعد النبات الأول SDP بينما يعد النبات الثاني LDP. ويمكن تفسير ذلك بأن نبات الشبيط يُزهر عندما يصبح طول النهار أقصر من ١٥٫٥ ساعة يومياً بينما يُزهر نبات السكران الأسود عندما يصبح النهار أطول من ١١ ساعة يومياً. وهذا ما يُفسر التداخل في طول النهار المؤثر في تزهير النباتين (شكل ١٦-٣). ومن الجدير بالذكر فإن عملية التزهير تحتاج إلى استحثاث ضوئي تختلف مدته حسب نوع النبات. كما ليس بالضرورة أن يكون ذلك الاستحثاث مستمراً للفترة المحددة حتى يحدث التزهير، وإنما يمكن أن يتم ذلك على فترات. فعلى سبيل المثال، نبات لسان الحمل Plantain (*Plantago lanceolata*) يحتاج فترة دنيا تبلغ ٢٥ نهاراً طويلاً لاستحثاث التزهير. فلو تعرض هذا النبات إلى عشرة نهارات طويلة فقط فإنه يبقى في الحالة الخضرية، ولكن إذا تعرض هذا النبات إلى عشرة نهارات طويلة اعقبتها عشرة نهارات قصيرة وبعد ذلك خمسة عشر نهاراً طويلاً فإن ذلك من شأنه استحثاث التزهير.

جدول (١٦-١)

نماذج من المجموعات الثلاث من النباتات حسب استجابتها لطول الفترة الضوئية

المجموعة النباتية	الإسم العلمي	الإسم الشائع
نباتات النهار القصير الزهرية	*Chenopodium rubrum*	Red goosefoot
	Euphorbia pulcherrima	Poinsettia البونسيتة
	Glycine max	Soybean فول الصويا
	Nicotiana tabacum	Tobacco (Maryland Mammoth) التبغ
	Pharbitis nil	Japanese morning Glory نجمة الصباح اليابانية
	Xanthium strumarium	Cocklebur الشبيط
نباتات النهار الطويل الزهرية	*Beta vulgaris*	Swiss chard البنجر
	Hygoscyamus niger	Black henbane السكران الأسود
	Lolium sp	Rye grass
	Raphanus sativus	Radish الفجل
	Secale cereale	Spring rye الشليم الربيعي
	Spinacea oleracea	Spinach السبانخ
	Triticum aestivum	Spring wheat القمح الربيعي
النباتات الزهرية المحايدة لطول النهار	*Cucumis sativus*	Cucumber الخيار
	Helianthus annuus	Sunflower تباع الشمس
	Phaseolus vulgaris	Common bean الفاصوليا
	Pisum sativum	Garden pea البسلة
	Zea mays	Corn الذرة



شكل (١٦-٣)

توضيح فكرة طول النهار الحرج لنبات الشبيط *Xanthium strumarium* (من نباتات النهار القصير) ولنبات السكران الأسود *Hyoscyamus niger* (من نباتات النهار الطويل). طول النهار الحرج للنبات الأول هو أقصر من ١٥,٥ ساعة يومياً وطول النهار الحرج للنبات الثاني هو أطول من ١١ ساعة يومياً

(Hopkins, 1995)

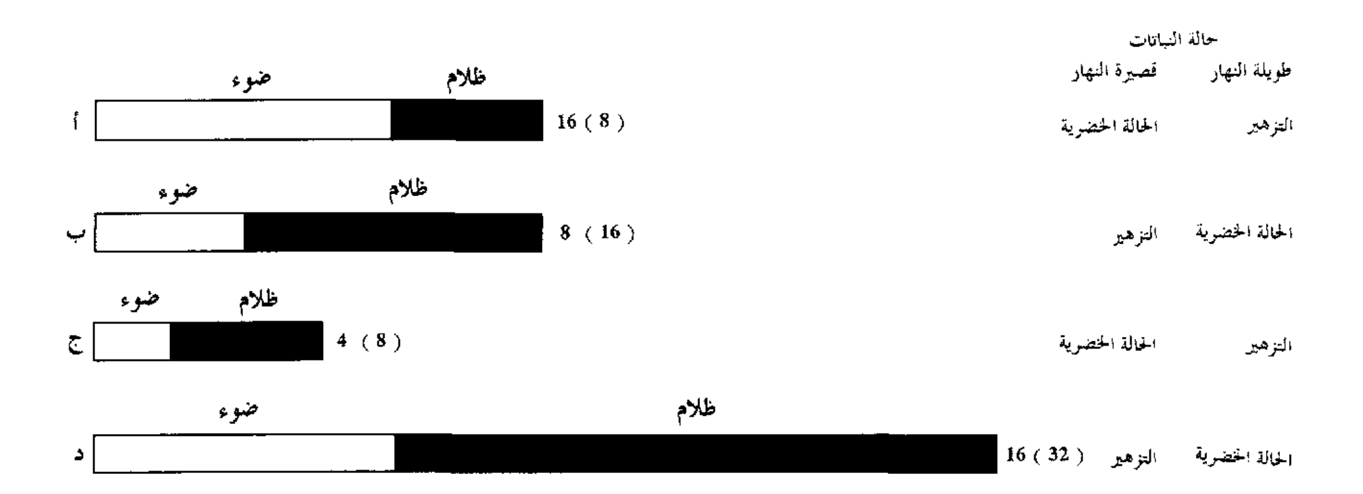
دور فترة الظلام في التأقت الضوئي Role of Dark Duration on Photoperiodism

يوحي الفهم الحرفي لمصطلح التأقت الضوئي بأهمية فترة الضوء فحسب، ذلك أن هذا المصطلح يعني الضوء Light (Photo) والفترة Duration (Period). لكن الدراسات حول هذا الموضوع قد أكدت على أهمية فترة الظلام في تزهير النباتات حيث لم تثبت أهمية طول الفترة الضوئية أو الطول النسبي للنهار والليل في تلك العملية. وجاءت التجارب التي أجراها بعض العلماء (Hamner and Bonner, 1938) على نبات الشبيط لتؤكد على ذلك. يعد هذا النبات من نباتات النهار القصير SDPs، حيث أن هذه النباتات تُزهر عندما تتجاوز فترات الظلام ٨ر٥ ساعة يومياً أثناء الدورات اليومية (٢٤ ساعة) من النهار والليل. لكن هذا النبات يبقى في الحالة الخضرية عندما ينمو بنهارات مدتها ١٦ ساعة وليالي مدتها ٨ ساعات. كذلك فإن نمو النبات في دورات يومية مدتها ٤ ساعات ضوء يعقبها ٨ ساعات ظلام يجعل من النبات دائم الخضرة بالرغم من أن فترة الإضاءة في هذه الحالة أقصر بكثير من الفترة الضوئية الحرجة التي مقدارها ٥ر١٥ ساعة يومياً. ومن جانب آخر، فإنه عندما ينمو النبات بدورات يومية مدتها ١٦ ساعة ضوء يعقبها ٣٢ ساعة ظلام فإن ذلك من شأنه استحثاث التزهير بالرغم من أن الفترة الضوئية قد تجاوزت طول النهار الحرج (شكل ١٦-٤).

من جانب آخر فقد أُجريت تجارب مماثلة على نباتات النهار الطويل LDPs مثل نبات السكران الأسود والبنجر *Beta vulgaris* والقمح (الربيعي) *Triticum aestivum*. هذه النباتات تحتاج فترة ظلام أقصر من حد أقصى حرج كي تزهر. كما يمكن أن يُستحث التزهير في هذه النباتات بغض النظر عن طول فترة الضوء طالما كانت فترة الظلام أقصر من الحد الحرج (شكل ١٦-٤).

يمكن أن نستنتج من هذه التجارب مايلي:

١- الطول النسبي للنهار والليل ليس العامل المحدد لظاهرة التأقت الضوئي ذلك أن نسبة النهار إلى الليل متساوية في الحالات ب، حـ، د من الشكل (١٦-٤) إلا أنها أعطت نتائج مختلفة.



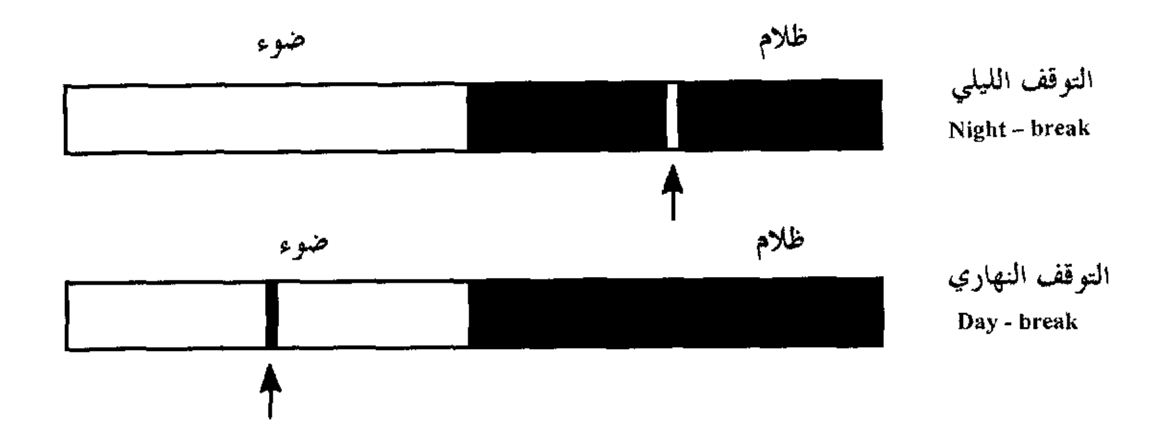
شكل (١٦-٤)

دور الظلام في تزهير النباتات قصيرة النهار مثل نبات الشبيط والنباتات طويلة النهار مثل نبات السكران الأسود

(تشير الأرقام بين الأقواس إلى فترة الظلام اليومي، بينما تشير الأرقام خارج الأقواس إلى فترة الضوء اليومي)

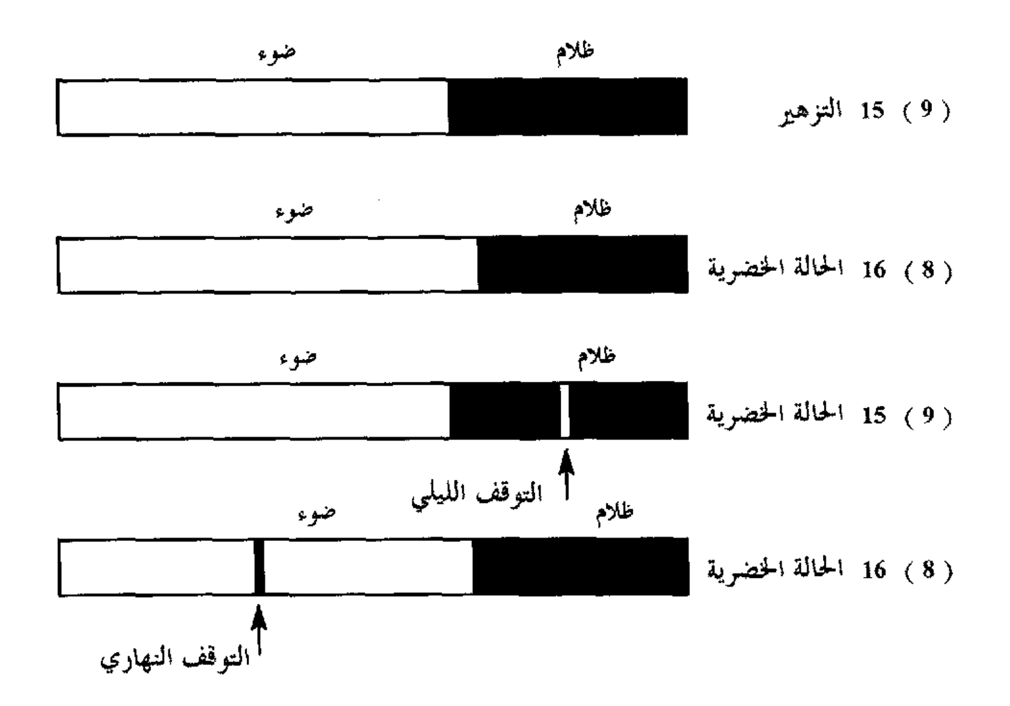
٢- طول فترة الظلام هي العامل المهم في استحثاث التزهير، حيث أكدت التجارب حدوث عملية التزهير طالما كانت فترة الظلام ضمن الحدود المؤثرة لكل مجموعة من النباتات. فالنباتات قصيرة النهار SDPs تُزهر إذا زادت فترة الظلام عن عدد معين من الساعات، بينما تُزهر النباتات طويلة النهار LDPs إذا نقصت فترة الظلام عن عدد معين من الساعات.

لقد أعطت تجارب التوقفات الليلية Night - breaks والتوقفات النهارية Day - breaks تأكيداً جديداً على أهمية فترة الظلام فحسب في استحثاث التزهير لمختلف أنواع النباتات. والتوقف الليلي هو في حقيقته تعريض النبات إلى فترة إضاءة قصيرة عند منتصف فترة الظلام اليومي. وعلى العكس من ذلك فإن التوقف النهاري هو تعريض النبات إلى فترة ظلام قصيرة عند منتصف فترة النهار اليومي (شكل ١٦-٥). فعندما تُقطع فترة الظلام اليومي أثناء نمو نبات الشبيط (من النباتات قصيرة النهار SDPs) بفترة قصيرة من الضوء (دقيقة واحدة من ضوء المصباح العادي) في الأيام التي فيها تستحث عملية التزهير، يُلاحظ بقاء النبات في الحالة الخضرية. ومن جانب آخر فإن قطع فترة الضوء اليومي للنبات نفسه بفترة قصيرة من الظلام في الأيام التي فيها يبقى النبات في الحالة الخضرية فإن النبات يبقى كذلك دون أن تستحث عملية التزهير (شكل ١٦-٦).وتوصل الباحثون أيضاً إلى نتائج تؤكد أهمية طول فترة الظلام في استحثاث التزهير في النباتات ذات النهار الطويل. إن تعريض هذه النباتات إلى فترات ظلام قصيرة (توقف نهاري) أثناء النهار الطويل في الأيام التي فيها تستحث عملية التزهير فإن ذلك لايغير من قدرة هذه النباتات على التزهير كون العامل المحدد هو الليل الأقصر من الحد الأقصى الحرج وليس طول النهار. ومن ناحية أخرى فإن التوقفات الليلية للأيام التي فيها تبقى النباتات في الحالة الخضرية من شأنها استحثاث التزهير في هذه النباتات كونها تؤدي إلى تقصير فترة الظلام وجعلها ضمن الحدود المؤثرة في التزهير (شكل ١٦-٧).



شكل (١٦-٥)

شكل تخطيطي يوضح التوقف الليلي Night-break والتوقف النهاري Day-break (الأسهم تدل على التوقفات)



شكل (١٦-٦)

تأثير التوقفات الليلية والتوقفات النهارية في تزهير نبات الشبيط

(تشير الأرقام بين الأقواس إلى فترة الظلام اليومي، بينما تشير الأرقام خارج الأقواس إلى فترة النهار اليومي)

(Hopkins, 1995)



شكل (١٦-٧)

تأثير التوقفات الليلية والتوقفات النهارية في تزهير نباتات النهار الطويل مثل نبات السكران الأسود

(تشير الأرقام بين الأقواس إلى فترة الظلام اليومي، بينما تشير الأرقام خارج الأقواس إلى فترة النهار اليومي)

(Taiz and Zeiger, 1998)

آليات التأقت الضوئي Mechanisms of Photoperiodism

بالرغم من أن عملية التحول من الحالة الخضرية إلى الحالة الزهرية تجري في الأنسجة الإنشائية للقمم النامية وكذلك في البراعم الإبطية، فإن الورقة هي العضو النباتي الذي يتحسس إشارة التأقت الضوئي وليس قمة الساق. وتقوم الورقة ببدء سلسلة من إشارات تتواصل مع القمة النامية لاستحثاث التزهير. وهذا يتطلب

بالضرورة نقل محفز التزهير Floral stimulus من الورقة إلى القمة النامية. كذلك يستدعي الأمر التفكير بدور الورقة في تحديد وقياس الوقت. وعليه يمكن مناقشة ثلاث جوانب لفهم آليات التأقت الضوئي:

أ - الضوء وهرمونات التزهير Light and Flowering Hormones

إن دور الضوء في حث محفزات التزهير في مختلف أنواع النباتات قد جذب اهتمام الكثير من الباحثين والعلماء. ويبدو أن دور التعرض للضوء قبل فترة الظلام غير واضح ذلك أن تلك المتطلبات تتباين وتعتمد على الأنواع النباتية وظروف التجارب، فلإحداث تزهير أقصى مع فترة ظلام واحدة محفزة فإن نبات الشبيط يحتاج نهارات بمدى ٨ إلى ١٢ ساعة ضوء، ونبات *Pharbitis* يحتاج على الأقل ست ساعات ضوء. وفي نباتات أخرى مثل نبات *Kalanchoe* فإن ثواني قليلة من الضوء كل يوم كافية لاستحثاث التزهير فيها. وحينما تكون هناك ضرورة لفترات ضوء طويلة فإن منتجات عملية البناء الضوئي قد تكون مهمة لاستكمال عمليات قد بدأت في الظلام، ولكن حينما تكون فترات طفيفة من الضوء فعالة للتزهير فإنه من الواضح بأن عملية البناء الضوئي غير مشمولة في تلك العملية ولابد من البحث عن تفسير آخر لدور الضوء.

وإضافة إلى ماتقدم فإن هناك حالات عديدة يكون السيل الضوئي العالي مهماً أيضاً بعد فترة الحث الظلامي لعملية التزهير. وهناك تفسيران بهذا الخصوص:

أ - قد توفر فترة الضوء بعد الظلام الحاث تياراً من نواتج عملية البناء الضوئي والتي تقوم بتعجيل نقل محفزات التزهير خارج الورقة.

ب - قد يتعرض محفز التزهير للتحلل أو التثبيط في الورقة إذا طالت فترة الظلام أكثر مما يجب. وعليه فقد اقترح بعض العلماء بأن الضوء ضروري لمنع ذلك التثبيط.

ومن هذين التفسيرين فإن الضوء المسَبِّقْ الحاث يكون من خلال تحريك محفز التزهير بسرعة من موقع التثبيط في الورقة.

وفي الثلاثينيات من القرن العشرين الميلادي اقترح بعض الباحثين بأن محفز التزهير قد يكون ذو طبيعة هرمونية، حيث اقترحوا اسم فلوريجين Florigen ليُطلق على محفز التزهير. وحقيقة الأمر أن موضوع الفلوريجين يكتنفه الغموض حيث لم يستطع الباحثون عزله ودراسته وبالتالي كانت النجاحات محدودة بخصوص تشخيص هذا المركب وأن معظم الأدلة جاءت بطرق غير مباشرة ومن تجارب فسيولوجية.

ومن جانب آخر فإن للجبريلينات دور كبير في حث التزهير في النباتات طويلة

النهار عند ظروف النهارات القصيرة. بيد أن ذلك لايعني أن الفلوريجين والجبريلين متكافئان في حثهما للتزهير. وقد أثبتت البحوث هذا الاستنتاج من خلال النتائج الآتية:

أ - استحثاث الجبريلين لعملية التزهير محصورة كلياً بالنباتات طويلة النهار والتي تنمو بالشكل الوردي Rosettes في الأيام ذات النهارات القصيرة.

ب - قد تعوض الجبريلينات معاملة البرودة لبعض تلك النباتات لاستحثاث التزهير.

ج - الجبريلين لايحث التزهير في النباتات قصيرة النهار النامية في النهارات الطويلة.

وحديثاً، وضع بعض العلماء الروس فرضية هرمونات التزهير، وهي أن هناك هرمونين هما الجبريلين ومادة افتراضية تسمى انثيسين Anthesin حيث افترض هؤلاء العلماء أن الجبريلين لايشجع التزهير في النباتات قصيرة النهار وبالتالي فإن هذه النباتات تحوي كمية كافية من الجبريلين لكنها تفتقر إلى هرمون الإنثيسين وأن عملية بناء هذا الهرمون يمكن أن تُنَشَّطْ بالأيام القصيرة. أما النباتات طويلة النهار فإنها تحوي كمية كافية من الإنثيسين لكنها تفتقر إلى الكمية الكافية من الجبريلين وعليه فإن بناء الجبريلين يتحفز بالأيام الطويلة. وبالمقابل فإن النباتات المحايدة تُزهر بغض النظر عن طول النهار ذلك أن هذه النباتات بمقدورها بناء مستويات كافية من هذين الهرمونين.

ب - دور الفايتوكروم Role of Phytochrome

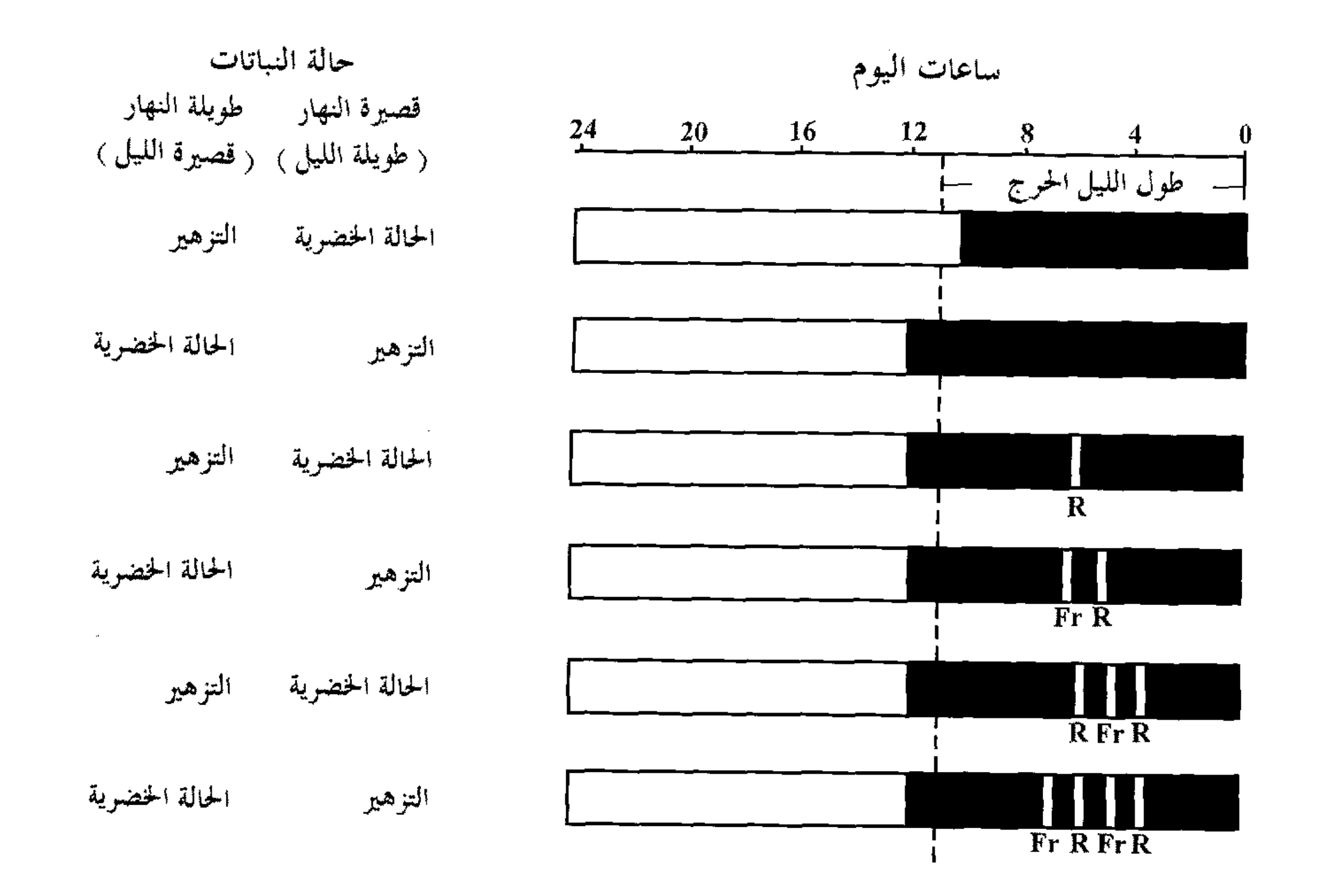
أكدت تجارب التوقفات الليلية Night breaks باستعمال الضوء الأحمر والضوء الأحمر البعيد على مختلف أنواع النباتات بأن للفايتوكروم دور في عملية التزهير. وقد اتضح أن تثبيط عملية التزهير بتأثير التوقفات الليلية في النباتات قصيرة النهار كان واحداً من الاستجابات الفسيولوجية الأولى تحت سيطرة الفايتوكروم. وبينت التجارب أن التوقفات الليلية تصبح فعالة (في الأيام التي تُستحث فيها عملية التزهير) عندما يتعرض النبات لجرعة من الضوء الأحمر Red (R) لإشباع التحول الضوئي من Pr (الشكل غير النشط من الفايتوكروم) إلى Pfr (الشكل النشط من الفايتوكروم)، والذي يتسبب في إعاقة عملية التزهير. بيد أن تعرض النبات إلى ضوء أحمر بعيد Far-red (Fr) بعد الضوء الأحمر من شأنه أن يعيد الشكل Pfr (النشط) إلى الشكل Pr (غير النشط) وبالتالي المساعدة في إسراع عملية التزهير. وعملية الانعكاس (أحمر - أحمر بعيد) قد تجلت أيضاً في النباتات طويلة النهار، فعند تعريض هذه النباتات إلى ضوء أحمر لفترة قصيرة (في الأيام التي تبقى فيها النباتات في الحالة

الخضرية) فإن ذلك من شأنه أن يستحث عملية التزهير فيها. أما عند تعريض تلك النباتات وتحت ذات الظروف إلى ضوء أحمر بعيد بعد الضوء الأحمر لفترات قصيرة فذلك يجعل النباتات تبقى في الحالة الخضرية، وهذا عكس مايحدث في النباتات قصيرة النهار (شكل ١٦-٨).

وقد أشارت الدراسات في الأربعينيات من القرن العشرين الميلادي بأن تأثير الضوء الأحمر كان بنفس درجة تأثير التوقفات النهارية والتي تأكدت من خلال تأثيراتها في الفعل الطيفي Action spectrum والتي تعني في هذه الحالة حدوث التزهير أو بقاء الحالة الخضرية (شكل ١٦-٩).

جـ - تأثير الساعة البيولوجية (الاحيائية) The Effect of Biological Clock

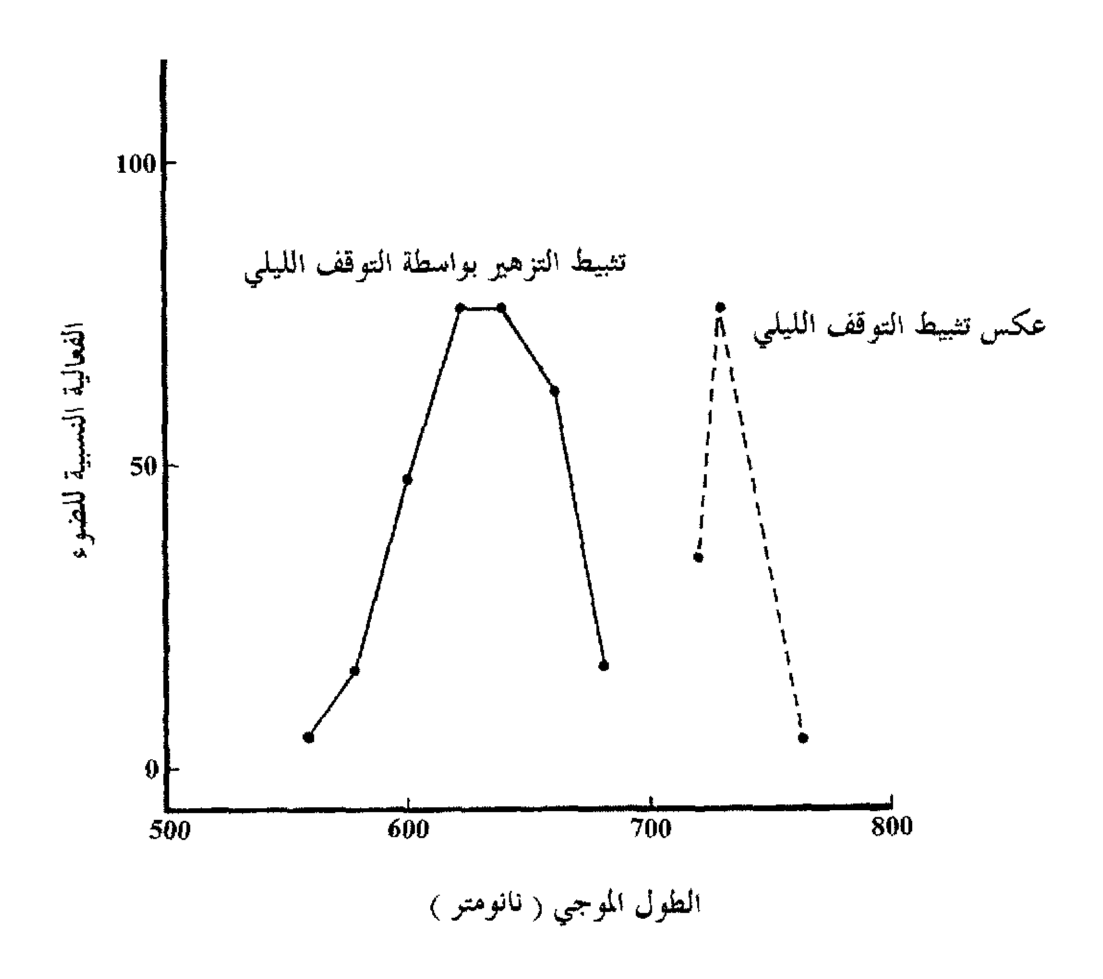
أوضحت نتائج البحوث أن الفايتوكروم قد لايكون العامل الوحيد في استحثاث التزهير لمختلف أنواع النباتات، حيث أشارت تلك البحوث إلى دور نظام ضبط الوقت الداخلي Internal time - measuring system أو مايسمى بالساعة البيولوجية Biological clock. ومن الجدير بالذكر فإن جوانب عديدة من سلوك النبات والتي تشمل حركات الأوراق Leaf movement و التأقت الضوئي وغيرها تُظهر تذبذبات Oscillations أو إيقاعات Rhythms دورية.



شكل (١٦-٨)

تأثير التوقفات الليلية باستعمال ضوء أحمر وضوء أحمر بعيد في التزهير لمختلف أنواع النباتات

(Taiz and Zeiger, 1998)



شكل (١٦-٩)

الفعل الطيفي Action spectrum للسيطرة على التزهير بواسطة التوقفات الليلية في نبات الشبيط

(Taiz and Zeiger, 1998)

وقبل الدخول في مناقشة تأثير أو دور الساعة البيولوجية لابد من مناقشة خصائصها وملامحها. وبالرغم من أن ملاحظات العلماء والباحثين قد بدأت في وقت مبكر جداً (منذ منتصف القرن الثامن عشر الميلادي) حول سلوك النبات وعلاقته بالتغيرات اليومية من ضوء وظلام، إلا أن الصورة قد اكتملت تقريباً في القرن العشرين الميلادي عندما تحسنت تقنيات الحفاظ على ظروف ثابتة من الضوء ودرجة الحرارة. فقد لاحظت Rose Stoppell في العشرينيات من القرن المذكور بأن وضع الأوراق على نبات الفاصوليا *Phaseolus vulgaris* يكون عمودياً عند وقت معين من الليل (٣ إلى ٤ صباحاً) من كل يوم

عادي (٢٤ ساعة). وفي الحقيقة بأن النباتات والكائنات الحية الأخرى تتعرض بشكل اعتيادي إلى دورات يومية من الضوء والظلام وبالتالي فإن تلك الكائنات تُظهر سلوكاً إيقاعياً Rhythmic behaviour بالاشتراك مع تلك التغيرات. وقد عزيَ ذلك إلى مؤقت داخلي Internal timer الذي يقوم بتنظيم حركات النبات بدقة متناهية. وتوالت البحوث لتؤكد على دور هذا المؤقت في مجالات كثيرة من سلوك النبات. وقد وضع علماء النبات تصورات عن الإيقاعات البيولوجية (الأحيائية) Biological Rhythms مع الوقت حيث يمكن التعبير عنها بذات الطريقة التي نعبر فيها عن ظواهر الموجات الفيزيائية Physical wave phenomena وباستخدام المصطلحات والتعبيرات نفسها. وتُظهر الإيقاعات اليومية Circadian rhythms عدداً من الخصائص المميزة كما هو موضح في الشكل (١٦-١٠)، حيث تدعى الفترة الزمنية المحصورة بين نقطتين متكررتين في الدورة بالفترة Period، أما الطور Phase فهو أية نقطة في الدورة يمكن تشخيصها وتعريفها من خلال علاقتها ببقية الدورة. وهناك نقاط أكثر وضوحاً في الدورة الإيقاعية وهي الحدود القصوى Peak والحدود الدنيا Minimum، أما السعة Amplitude للإيقاع البيولوجي (الأحيائي) فهو عبارة عن المسافة بين الحدود القصوى والحدود الدنيا. ويمكن أن تتغير السعة بتغير دورات الضوء والظلام، كما تنحرف الإيقاعات اليومية أيضاً إذا نمي النبات في ظلام مستمر أو ضوء مستمر، ويكون ذلك الانحراف فقداً للوقت واكتساباً له وبالتالي قد تصبح الدورة الإيقاعية اليومية أطول أو أقصر من ٢٤ ساعة. وتحت الظروف الطبيعية، تجري عملية توقيت الساعة البيولوجية بدورة مقدارها ٢٤ ساعة وذلك بإشارات بيئية أهمها مرحلة الانتقال من الضوء والظلام عند الغروب وكذلك المرحلة الانتقالية من الظلام إلى الضوء عند الشروق. وقد أُطلق مصطلح Zeitgebers على تلك الإشارات والذي يعني باللغة الألمانية مانح الوقت Time giver. وحينما تُستبعد الإشارات الخاصة بالتوقيت مثل نقل النبات إلى ظلام مستمر فإن الإيقاع اليومي يصبح غير مقيداً Free-running حيث يتغير من ٢٤ ساعة إلى ٢٦ ساعة (على سبيل المثال) كما هو موضح في الشكل (شكل ١٦-١١). وبالرغم من أن الإيقاعات عبارة عن أنشطة غريزية (فطرية) إلا أنها تحتاج إلى إشارات بيئية مثل الضوء ودرجة الحرارة لبدء تلك الإيقاعات.

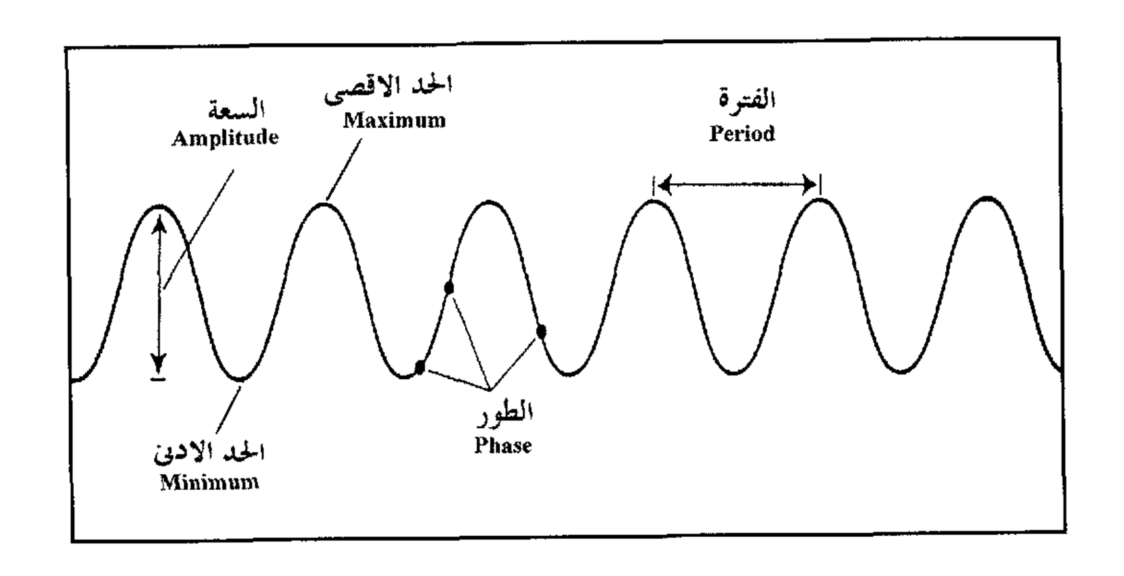
قياس وقت التأقت الضوئي Photoperiodic Time Measurement

قدمت نظريتان لقياس وقت التأقت الضوئي:

١- نظرية مؤقت الفواصل الكيموحيوية Biochemical Interval Timer Theory

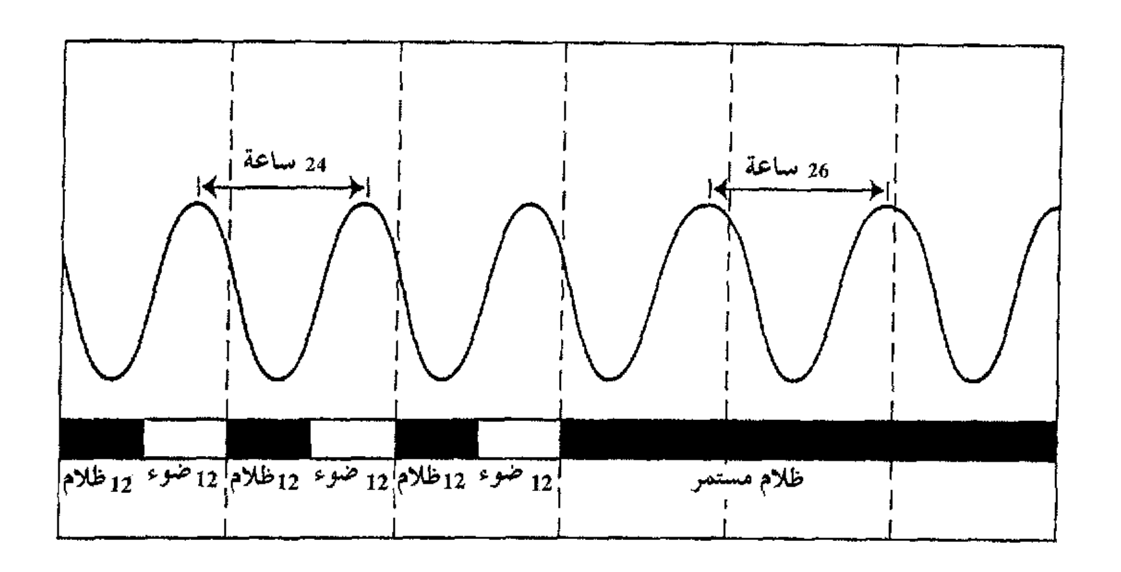
وضعت هذه النظرية لتوضح أن طول فترة الظلام الحرج يمكن قياسها عن طريق

ظهور واختفاء بعض المركبات الأيضية. فحينما أظهرت الأفعال الطيفية Action spectra أن الفايتوكروم هو المستقبل الضوئي المسؤول عن ظاهرة التوقفات الضوئية (النهارية) Light breaks، فإنه من المنطقي الاستنتاج بأن Pfr الذي يظهر عند نهاية الفترة الضوئية يثبط التزهير على الأقل في النباتات قصيرة النهار. وعليه فإن طول فترة الظلام الحرج تمثل الزمن اللازم لانخفاض Pfr إلى قيمة حرجة لازمة لبناء هرمون فلوريجين Florigen الضروري للتزهير. كما أن تأثير التوقف الظلامي باستعمال الضوء الأحمر Red light break في منتصف فترة الظلام الطويل من شأنه أن يرفع مستوى Pfr لاستئناف عملية التوقيت ثانية قبل إنتاج كمية كبيرة من هرمون الفلوريجين الحاث للتزهير.



شكل (١٦-١٠)

شكل تخطيطي يوضح الإيقاع اليومي النموذجي الذي يتعرض له الكائن الحي



شكل (١٦-١١)

شكل تخطيطي يوضح وضع الإيقاع اليومي في دورة ضوء – ظلام لمدة ٢٤ ساعة وتغير ذلك الإيقاع اليومي إلى فترة غير مقيدة (٢٦ ساعة مثلاً) بعد نقل الكائن إلى ظلام مستمر

(Taiz and Zeiger, 1998)

وبالرغم من أن هذه النظرية قد جذبت اهتمام العديد من الباحثين إلا أنها قد واجهت الكثير من الانتقادات والمشكلات أكثر مما قدمت من حلول لتوضيح آلية التأقت الضوئي. فعلى سبيل المثال، فإن نصف عمر Pfr يتراوح بين ١ إلى ٥ر١ ساعة، وهذا المدى أقصر بكثير من طول معظم فترات الظلام الحرج. هذا إضافة إلى أنه لاتوجد فروقات مميزة في تحلل الفايتوكروم في بادرات النباتات التي تعاني من الشحوب الظلامي ذات الأصناف المتعددة من التأقت الضوئي. وفي الحقيقة بأن فقد Pfr يعتمد لدرجة كبيرة على درجة الحرارة في معظم النباتات سواءً كانت قصيرة النهار أو طويلة النهار. وفي التسعينيات من القرن العشرين الميلادي وجد أن الفايتوكروم يتصرف بطرق مختلفة في الأنسجة الخضر عنه في الأنسجة الشاحبة ظلامياً، الأمر الذي يستدعي إعادة تقييم انعكاس الفايتوكروم والتوقيت.

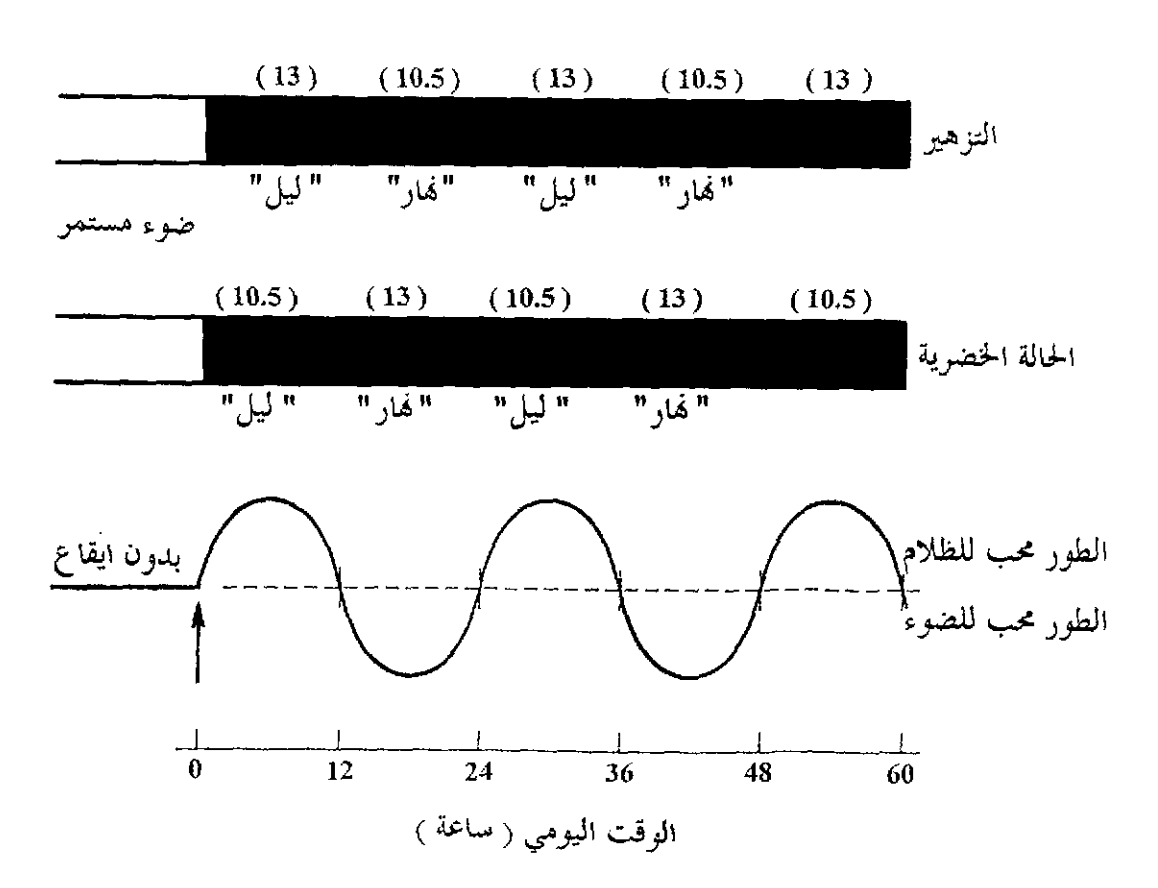
٢- نظرية قياس وقت التأقت الضوئي بالإيقاعات اليومية

Theory of Photoperiodic Time Measurement with Circadian Rhythms

أكدت التجارب بأن عملية التزهير في النباتات تُظهر نوعاً من الإيقاعات حيث أوحت النتائج بأن إشارة بدء الضوء Light-on signal عند نهاية فترة الظلام إما أن تشجع أو تثبط عملية التزهير ويعتمد ذلك على كيفية التداخل مع الإيقاع اليومي الداخلي. وقد اقترح Bunning (١٩٣٦) بأن التأقت الضوئي مرتبط ومتداخل مع الإيقاعات اليومية، حيث أُفترض بأن الإيقاع اليومي مؤلف من طورين هما: طور محب للضوء Photophile (Light-loving phase) وطور محب للظلام Scotophile (Dark-loving phase) ويتبادل الطوران كل ١٢ ساعة تقريباً. وحسب فرضية Bunning فإنه عند سقوط الضوء على النبات أثناء الطور المحب للضوء من شأنه تشجيع التزهير، بينما سقوط الضوء أثناء الطور المحب للظلام فإن ذلك يثبط التزهير.

إن نتائج الأبحاث حول هذا الموضوع جاءت مؤيدة لفرضية Bunning، خاصة التجارب التي أُجريت على النبات المائي قصير النهار SDP (*Lemna purpusilla*). يمكن أن يتغذى هذا النبات بطريقة غير ذاتية Heterotrophically (في الظلام) بتزويده بالجلوكوز، وبالتالي يمكن استبعاد فترات الضوء الطويلة كما يمكن السيطرة على التوقيت بواسطة فترات ضوئية مبرمجة وذلك بتعريض النبات إلى ومضات ضوئية تحدد بدء وانتهاء فترات الظلام. وإن كل مايحتاجه هذا النبات للتزهير هو فترتين من ١٥ دقيقة من الضوء لكل ٢٤ ساعة. فحينما يؤخذ هذا النبات من ظروف الضوء المستمر إلى برنامج ضوئي مؤلف من: ١٣ ساعة ظلام - ١٥ دقيقة ضوء - ٥ر١٠ ساعة ظلام - ١٥ دقيقة ضوء - فإن ذلك من شأنه استحثاث التزهير. ولكن عند وضع النبات في برنامج ضوئي مؤلف من: ٥ر١٠ ساعة ظلام - ١٥ دقيقة ضوء - ١٣ ساعة ظلام - ١٥ دقيقة ضوء فإن هذا النبات يبقى في الحالة الخضرية (شكل ١٦-١٢). ولابد للمرء أن يدرك الفرق بين البرنامجين وهو طول فترة الظلام الأولى بعد الضوء المستمر. وتستحث عملية التزهير حينما كانت فترة الظلام الأولى ١٣ ساعة حيث اجتازت هذه الفترة طول الليل الحرج الحاث للتزهير. ويبدو أن ذلك نظاماً عاماً حيث أن إشارة انقطاع الضوء بعد فترة من الضوء المستمر من شأنها بدء عملية الإيقاع. والفترة الظلامية الأولى (من صفر إلى ١٢ ساعة من الزمن اليومي) تمثل الطور المحب للظلام Scotophile أو الطور الليلي Night phase. أما الطور الثاني (من ١٢ إلى ٢٤ ساعة من الزمن اليومي) يمثل الطور المحب للضوء Photophile أو الطور النهاري Day phase. وفي التجارب اللاحقة أكد الباحثون بأن التزهير لهذا النبات يحدث فقط حينما تكون فترة الظلام أطول من طول

الليل الحرج والذي يتزامن مع الطور المحب للظلام لإيقاعه اليومي. ومن الجدير بالملاحظة أن هذه التفسيرات لاتنحصر فقط في النباتات الزهرية بل إن كائنات حية أخرى مثل الطيور والحشرات تسلك الطريقة نفسها ذلك أن الفترات الضوئية المبرمجة تسبب في إثارة استجابات متشابهة بخصوص تأثيرات التأقت الضوئي.



شكل (١٦-١٢)

شكل تخطيطي يوضح الفترات الضوئية المبرمجة والسيطرة على التزهير في نبات *Lemna purpusillia*

(نبات قصير النهار)

(Hopkins, 1995)

الارتباع Vernalization

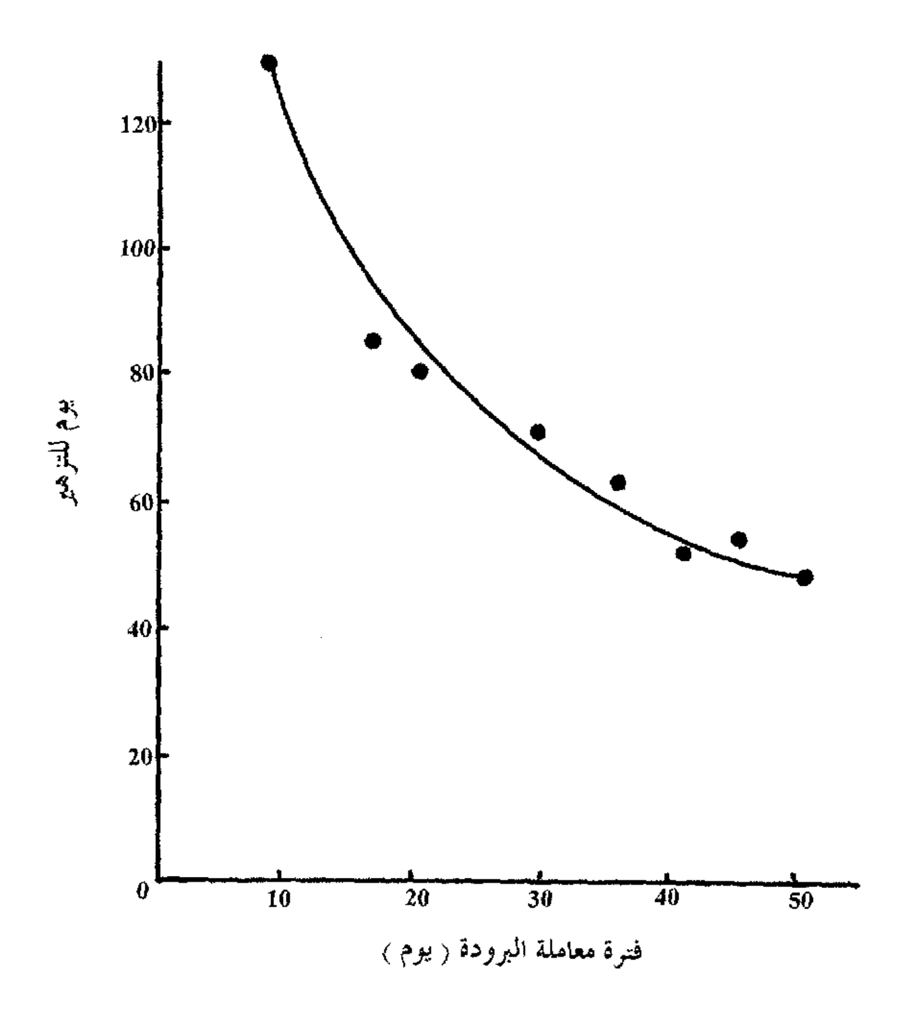
اشتق مصطلح الارتباع Vernalization من الكلمة الروسية Yarovizatsya والتي تعني تهيئة النبات لظروف الربيع التي أطلقها العالم الروسي Lysenko في العشرينيات من القرن العشرين الميلادي. والارتباع هو تطبيق معاملات درجات الحرارة المنخفضة لتعجيل التزهير، ولابد من توخي عدم الالتباس مع التأثيرات المتنوعة لدرجات الحرارة المنخفضة في نمو وتطور النبات.ولدرجة الحرارة تأثير مباشر في استحثاث التزهير في بعض النباتات ولكن لابد من التفريق بين هذا التأثير والارتباع، حيث أن الأخير (يشبه التأقت الضوئي) يستحث التزهير بعد تعرض النبات إلى درجات حرارة منخفضة لفترة من الزمن. وبدون هذه العملية فإن النباتات التي تحتاج الارتباع يمكن أن تبقى في الحالة الخضرية أو أن عملية التزهير تتأخر بوضوح. ويمكن أن يبقى الكثير من النباتات بالشكل الوردي Rosettes بدون حدوث استطالة للنبات. وفي بادئ الأمر كانت عملية الارتباع تدل على قابلية معاملة البرودة لجعل الحبوب الشتوية Winter cereals تتصرف وكأنها حبوب ربيعية Spring cereals فيما يخص عملية التزهير. وهذه المعاملة يمكن تطبيقها على النباتات النامية أو البذور المتشربة ذلك أن البذور الجافة لاتستجيب لمعاملة البرودة.

لقد لوحظت هذه الظاهرة منذ وقت مبكر من قبل الزراعيين لكنها لم تأخذ حقها من الاهتمام حتى عام ١٩١٨ من قبل Grassner الذي أوضح بأن متطلبات البرودة للحبوب الشتوية قد أعطت نتائج مقبولة خلال إنبات البذور. وتوالت البحوث والدراسات بعد ذلك لتؤكد على حاجة بعض النباتات إلى معاملات البرودة خلال فترة من نمو النبات لتعجيل التزهير. وقد وجد أن ظاهرة الارتباع توجد عموماً في الحوليات الشتوية Winter annuals وثنائية الحول Biennials. ومن أمثلة النباتات الحولية مايسمى بالحبوب الشتوية مثل القمح والشعير. وهذه النباتات إذا زرعت في الربيع فإنها تفشل في تكوين الأزهار أو أنها تفشل في إنتاج الحبوب الناضجة أثناء فصل النمو الطبيعي. أما إذا زرعت في موسم الخريف فإنها تنبت وتعطي بادرات صغيرة الحجم تمر خلال موسم البرد حتى موسم الربيع لاتلبث أن تنمو سريعاً والتي تُزهر وتُنتج بشكل عادي في منتصف موسم الصيف. أما الأصناف الربيعية فإنها تُزرع في الربيع وتُزهر وتُنتج الحبوب قبل نهاية موسم النمو. من ناحية أخرى، فالنباتات ثنائية الحول تُزهر بشكل عادي وتُنتج وتموت بعد ذلك في الموسم الثاني، وهي أيضاً تمر بشتاء بارد. تشمل النباتات ثنائية الحول عدة أصناف من البنجر *Beta vulgaris* والكرنب (الملفوف)

Brassica oleraceae والجزر *Daucus carota* ونبات السكران الأسود وغيرها. وتشترك هذه النباتات مع النباتات الحولية في خاصية أن النباتات لابد وأن تتعرض إلى معاملة البرودة كي تتحفز الاستجابات الخاصة بالتأقت الضوئي اللاحقة. وتنمو النباتات ثنائية الحول بشكل وردي والتي تمتاز بقصر السلاميات في الموسم الأول. وخلال الشتاء تموت الأوراق تاركة القمة النامية محمية. وفي الربيع التالي تنمو النباتات حيث تستطيل السيقان وتسمى هذه المرحلة التشمرخ Bolting وتليها مرحلة التزهير.

درجات الحرارة المؤثرة في الارتباع The Effective Temperature in Vernalization

تتباين درجات الحرارة المؤثرة في الارتباع حسب الأنواع النباتية فضلاً عن فترة التعرض لدرجات الحرارة المنخفضة. وعموماً فإن مدى درجات الحرارة الفعالة للارتباع يتراوح بين الدرجات أقل من الصفر المئوي ولغاية ١٠°م ولكن معظم تلك الدرجات الحرارية الفعالة تتراوح بين درجة مئوية واحدة وحتى ٧°م. ومدة التعرض لتلك الظروف تكون عادة عدة أسابيع وكلما طالت فترة التعرض لدرجات الحرارة المنخفضة كلما كان الارتباع أكثر ثباتاً حيث أن ذلك من شأنه إحداث تفاعلات أيضية تؤدي إلى حالة الارتباع (شكل ١٦-١٣). ومن جانب آخر فإنه يمكن عكس الارتباع Devernalization إذا عومل النبات مباشرة بدرجات حرارة عالية. فيمكن إبطال تزهير نبات القمح الشتوي الذي تعرض لظروف الارتباع إذا أبقي النبات عند درجة ٣٠°م من ثلاثة إلى خمسة أيام. بيد أنه في معظم النباتات هناك درجات حرارة محايدة لاتحصل فيها عمليات الارتباع أو عكس الارتباع. فعلى سبيل المثال، فإن لنبات الشليم الشتوي Petkus rye درجة حرارة محايدة عند ١٥°م.



شكل (١٦-١٣)

الارتباع في نبات الشليم Petkus rye (*Secale cereale*). أنبتت البذور في رمل رطب عند درجة ١ °م للفترات المشار إليها.

يُلاحظ بزيادة فترة التعرض للبرودة يقل عدد الأيام التي يبلغ فيها النبات مرحلة التزهير

(Hopkins, 1998)

آلية تحسس الارتباع Mechanism of Vernalization Perception

كما هو معروف فإن عملية الارتباع تكون فعالة في النباتات الحولية النامية أو بذورها النابتة أو المتشربة، لكن النباتات الثنائية الحول من ناحية أخرى لابد من بلوغها حجماً معيناً قبل إمكانية استجابتها للارتباع. فعلى سبيل المثال، نبات السكران الأسود غير حساس قبل بلوغه عشرة أيام ولايصل هذا النبات إلى الحساسية القصوى

حتى يصل عمر النبات ٣٠ يوم. وفي كل الأحوال فإن معاملة البرودة تبدو فعالة في مناطق الأنسجة الإنشائية لطرف الساق. وقد تأكد هذا الاستنتاج بتجارب عوملت فيها أجنة مرطبة بمعاملات برودة لمواقع محددة. أما النباتات الثنائية الحول فإن بذورها الجافة لاتستجيب للبرودة وبالتالي فإن أطراف السيقان هي أماكن تحسس الارتباع. وهناك بعض التقارير التي تؤكد على أن الأوراق أو الجذور المعزولة قد تكون حساسة للبرودة في بعض الحالات.

تشير التجارب أن عملية الارتباع عملية حيوية تحتاج إلى طاقة لإتمامها حيث أنها تحتاج إلى أكسجين ومركبات كربوهيدراتية. ويبدو ذلك منسجماً مع تفاعلات أيضية هوائية تحتاجها عملية التزهير وليس عن طريق إيقاف التفاعلات الأيضية المثبطة للتزهير. ومن الجدير تأكيده في هذا المجال، فإن كثير من التفاعلات الأيضية تعاني من الهبوط مع انخفاض درجة الحرارة خلال عملية الارتباع، لذلك فإن استحثاث التزهير بواسطة درجات الحرارة المنخفضة تبدو أكثر تعقيداً مما يمكن تصوره على أنه تنشيط مسار أيضي بحد ذاته. ويبدو أن للهرمونات دور في استحثاث التزهير بعد عملية الارتباع. وأن الخلايا الإنشائية المستحثة بالتبريد والتي حدثت بها تغيرات مستديمة في حالتها الفسيولوجية والوراثية فإنها تقوم بإمرار تلك التغيرات إلى الخلايا البنوية عن طريق الانقسام الخلوي. وإنه عند تطبيق معاملة البرودة على قمة ساق واحد فإن هذه القمة ستُزهر، بينما كافة البراعم الأخرى التي لم تعامل بالبرودة فإنها تبقى في الحالة الخضرية. وقد دلت نتائج التجارب أن ثمة محفزاً خاصاً بالارتباع يسمى الارتباعين (فيرنالين) Vernalin يمكن أن يكون الهرمون المسؤول عن استحثاث التزهير بفعل الارتباع. ويبدو أن الباحثين لم يستطيعوا عزل وتشخيص الارتباعين لحد الآن حيث بقت كمادة افتراضية ليس إلا. وحقيقة الأمر بأن الغموض الكبير يكتنف ماهية مادة الارتباعين فمثلاً البراعم المطعمة تحتاج إلى ارتباع يليه أيام طويلة لاستحثاث التزهير، حيث لايمكن التمييز بوضوح بين انتقال الارتباعين وإمكانية استجابة الأنسجة غير المعرضة للارتباع إلى محفز التزهير ذاته، والذي يمكن أن ينتقل من النسيج المعرض للارتباع تحت الأيام الطويلة.

وثمة تعقيداً لعملية الارتباع وهو الدور المحتمل للجريلينات في استجابة درجة الحرارة المنخفضة، حيث أوضح Lang (١٩٥٧) بأن المعاملة المتكررة لحامض الجبريليك (١٠ مايكروجرام) إلى قمة نبات السكران الأسود وغيره من النباتات ثنائية الحول غير المعرضة لظروف الارتباع، فإن ذلك من شأنه استحثاث التزهير تحت ظروف النهارات القصيرة. ومن جانب آخر، فإن هذا الاستحثاث لايحدث لنبات الشبيط وغيره من

النباتات ذات النهارات القصيرة والتي عوملت بالجبريلين تحت ظروف النهارات الطويلة غير المحثة للتزهير. واتضح أن مستوى الجبريلين يميل للزيادة استجابة لمعاملات درجات الحرارة المنخفضة في أصناف عديدة من النباتات التي تحتاج إلى برودة لاستحثاث التزهير.



الفصل السابع عشر

فسيولوجيا الإجهاد

Stress Physiology

يُعرَّف الإجهاد Stress في عالم الأحياء بأنه أي عامل خارجي (بيئي) يسبب تأثيرات غير ملائمة للكائن الحي. وتشمل تلك التأثيرات كافة مظاهر الحياة من تغيرات مظهرية (شكلية) وفيزيائية وكيميائية. وتشمل المؤثرات البيئية درجة الحرارة والماء والأملاح والضوء وغيرها. كما أن تأثير تلك العوامل يشمل زيادتها ونقصانها. والإجهاد في عالم الأحياء يختلف عن الإجهاد الميكانيكي المعروف في عالم الفيزياء بنقطتين رئيسيتين هما:

١- يقاس الإجهاد الميكانيكي بوحدات القوة بينما الإجهاد في عالم الأحياء يُقاس بوحدات الطاقة.

٢- يرتبط مفهوم الإجهاد في عالم الأحياء مع إمكانية حدوث الشد الضار Injurious strain.

وتصنف الأضرار للأحياء من تأثير الإجهادات البيئية إلى:

أ - الضرر الابتدائي المباشر Primary direct stress injury: وهو تأثير سريع للإجهاد بحيث أن النبات قد يموت خلال فترة وجيزة مثل تعرض النبات إلى ظروف التجميد المفاجيء أو ظروف ارتفاع الحرارة المفاجئة.

ب - الضرر الابتدائي غير المباشر Primary indirect stress injury: وهو تأثير طويل المدى للإجهاد، فيمكن أن يؤدي تأثير درجات الحرارة المنخفضة إلى حدوث اضطراب في الأيض الخلوي Cellular metabolism والذي يؤدي إلى حدوث نقص في المركبات الأيضية الوسطية أو يؤدي ذلك إلى إنتاج مواد سامة. وبالرغم من أن هذا النوع من الضرر هو من النوع العكسي Reversible، لكن التأثير لفترة طويلة قد يؤدي إلى ضرر واضح للنبات أو حتى إلى موته.

ج - الضرر الثانوي Secondary stress injury: وهذا النوع من الإجهاد لايؤثر بشكل



مباشر أو غير مباشر لكنه يُحدث إجهاداً ثانوياً. فدرجة الحرارة العالية على سبيل المثال قد لاتكون ضارة بحد ذاتها لكن يمكن أن تسبب نقص الماء الذي يسبب ضرر للنبات. وهذا يسمى ضرر الإجهاد الثانوي والذي قد يسبب أضرار مباشرة أو غير مباشرة، وقد يعني هذا حدوث إجهاد ثالثي Tertiary stress ... وهكذا.

مقاومة الإجهاد Stress Resistance

يمكن التعبير عن مقاومة الإجهاد من خلال المعادلة:

$$\text{المقاومة} = \frac{\text{الإجهاد}}{\text{الضرر}}،$$

ويمكن بالتالي تعريف مقاومة الإجهاد لنبات ما بأنه الإجهاد اللازم لإحداث ضرر معين، وهذا يشمل الأضرار العكسية وغير العكسية. وفي المعادلة يمكن القول بأن هناك طريقتان للمقاومة يقوم بها النبات والتي يمكن توضيحها كما يلي:

أ - خفض مقدار الإجهاد اللازم لإحداث ضرر معين. وفي الحقيقة بأن النبات لايمتلك القدرة على تغيير الإجهاد البيئي خارج جسم الكائن الحي، لكن بمقدور النبات أن يمنع أو يخفض نفاذ الإجهاد إلى داخل الجسم. وهذا النوع من المقاومة يسمى تفادي الإجهاد Stress avoidance، فيمكن للنبات أن يعزل تأثير الإجهاد بمختلف الوسائل. وقد يكون ذلك بتكوين حواجز فيزيائية (طبيعية) أو بطرق كيميائية أو حيوية. وبتفادي الإجهاد فإن الكائن بالنتيجة يمكن أن يتفادى الضرر.

ب - قد يقوم النبات بتقليل الضرر الناجم عن إجهاد معين. وهذا النوع من المقاومة يسمى تحمل الإجهاد Stress tolerance. والنبات الذي يمتلك هذه الآلية فإن له القدرة على منع أو تقليل أو إصلاح الضرر الناجم عن الإجهاد ويكون ذلك بتفادي أو تحمل الضرر. ومن الجدير بالملاحظة بأن الضرر قد يكون عكسياً أو غير عكسي.

وبناءً على ماتقدم يمكن أن ندرج الآليات الرئيسية لمقاومة الإجهاد:

١- تفادي الإجهاد Stress avoidance

٢- تفادي الشد العكسي Avoidance of reversible strain

٣- تفادي الشد غير العكسي Avoidance of irreversible strain

٤- تحمل الشد غير العكسي Tolerance of irreversible strain



أنواع الإجهادات البيئية Types of Environmental Stresses

يمكن تقسيم الإجهادات البيئية إلى مجموعتين رئيسيتين:

أ - الإجهادات الحيوية Biotic والتي تشمل إصابات الكائنات الأخرى أو التنافس مع تلك الكائنات.

ب - الإجهادات الفيزيوكيميائية Physicochemical والتي تشمل:

١- درجة الحرارة Temperature

٢- الماء Water

٣- الإشعاع Radiation

٤- المواد الكيميائية Chemicals

٥- إجهادات متنوعية Miscellaneous وتضم إجهادات الضغط والصوت والكهرباء والمغناطيسية والغازات.

وفي الجزء التالي مناقشة لأهم أنواع تلك الإجهادات والتي تهم منطقة الشرق الأوسط بصورة عامة ودولة قطر بشكل خاص. وعليه فستكون هناك مناقشة حول الإجهاد المائي والملحي فضلاً عن الإجهاد الحراري.

الجفاف (نقص الماء) Drought (Water Deficit)

وهو أحد أنواع الإجهادات البيئية غير الحيوية والذي يحصل حينما يقل ماء التربة نتيجة لقلة سقوط الأمطار أو عندما يفوق فقد الماء عن طريق النتح امتصاص الماء عن طريق الجذور، وهذا يؤدي بصورة مباشرة إلى تغيرات في البيئة الطبيعية للنبات (هبوط الجهد المائي للتربة) وإلى إحداث تغيرات في عملها الفسيولوجي والكيموحيوي. ويمكن استخدام عدد من المصطلحات والتعبيرات لوصف حالة الجفاف أو نقص الماء مثل الإجهاد الجفافي Drought stress أو الإجهاد التجفيفي Desiccation stress. كما استخدم مصطلح الإجهاد المائي نتيجة لنقص الماء Water deficit stress ولكن كثيراً مايستعمل مصطلح الإجهاد المائي Water stress للتعبير عن حالة نقص الماء. لكن المصطلح الأخير يمكن أن يعني زيادة الماء أيضاً أي إجهاد الفيضان Flooding stress. وفي هذا الجزء سيكون هناك تركيز على نقص الماء دون زيادته ولذا فإن استخدام مصطلح الإجهاد المائي Water stress في المناقشة الحالية المقصود منه النقص المائي أو الجفاف.

إن التغيرات الفسيولوجية تحت ظروف الإجهاد المائي تشمل انخفاض الجهد المائي Ψ_ω للنسيج النباتي والذي ينتج عن هبوط الجهد الأزموزي Ψ_s وجهد الضغط Ψ_p. إن تلك التغيرات تؤدي بالتأكيد إلى هبوط في معدل النمو لكثير من النباتات

(جدول ١٧-١). وقد قسم بعض الباحثين الإجهاد إلى ثلاثة مستويات:

١- الإجهاد الطفيف Mild stress: حيث ينخفض الجهد المائي للخلايا بمقدار قليل جداً من وحدات الجهد المائي (ميجا باسكال).

٢- الإجهاد المعتدل Moderate stress: حيث ينخفض الجهد المائي للخلايا إلى المدى -٢ر١ إلى -٥ر١ ميجا باسكال.

٣- الإجهاد القاسي Severe stress: حيث ينخفض الجهد المائي للخلايا بأقل من -٥ر١ ميجا باسكال.

التأثيرات الفسيولوجية والكيموحيوية للإجهاد المائي

Physiological and Biochmical Effects of Water Stress

أ - نمو النبات Plant Growth

يتأثر نمو النبات سلباً تحت ظروف الإجهاد المائي وذلك حسب نوع النبات والظروف البيئية. ويُعزى هبوط نمو النبات تحت تلك الظروف إلى:

١- تثبيط عملية الانقسام الخلوي وهذا من شأنه أن يُنقص عدد الخلايا.

٢- تثبيط عملية الاتساع الخلوي وهذا يقلل حجم الخلايا.

جدول (١٧-١)

تأثير مستويات مختلفة من رطوبة التربة على معدل نمو السويقة تحت الفلقية Hypocotyl والجهد المائي ومكوناته في بادرات فول الصويا Soybean

٪ من السعة الحقلية	معدل نمو السويقة تحت الفلقية	الجهد المائي	الجهد الأزموزي	جهد الضغط
	ملم/ساعة	ميجا باسكال MPa		
١٠٠	٤٨ر١	-٢٣ر٠	-٧٨ر٠	+٥٥ر٠
٥٠	٩٠ر٠	-٣١ر٠	-٨٤ر٠	+٥٣ر٠
٢٥	٥٩ر٠	-٧٠ر٠	-١٣ر١	+٤٣ر٠
١٣	٢٢ر٠	-٨٣ر٠	-٢٤ر١	+٤١ر٠
٧	١٤ر٠	-٨٥ر٠	-٣٠ر١	+٤٥ر٠

(Boyer and Meyer, 1980)

إن تثبيط عمليات النمو في النبات تؤدي إلى تقليل المساحة الورقية (جدول ١٧-٢) وإلى هبوط إنتاجية النبات. يرتبط تأثير الإجهاد المائي على الانقسام الخلوي من خلال التأثير في الدورة الخلوية Cell cycle حيث تتأثر مراحل قبل بناء DNA (G_1) وبناء DNA (S) وكذلك المرحلة قبل عملية الانقسام الفتيلي (المايتوزي) (G_2) فضلاً عن عملية الانقسام (M) نفسها وماتحويه من أطوار تتأثر هي الأخرى تحت ظروف نقص الماء في وسط نمو النبات (شكل ١٧-١). أما تأثير الإجهاد المائي في عملية الاتساع الخلوي فإن الدراسات تشير إلى تغيرات في التركيب الكيميائي للجدار الخلوي فضلاً عن تقليل نشاط الأُكسينات التي تؤدي إلى حدوث تغيرات في شكل الخلية ومساحتها وإلى تقليل حجم الخلية.

جدول (١٧-٢)

تأثير الإجهاد المائي على مساحة الورقة التاسعة وعدد الخلايا وحجمها لصنف الشعير كليبر Clipper

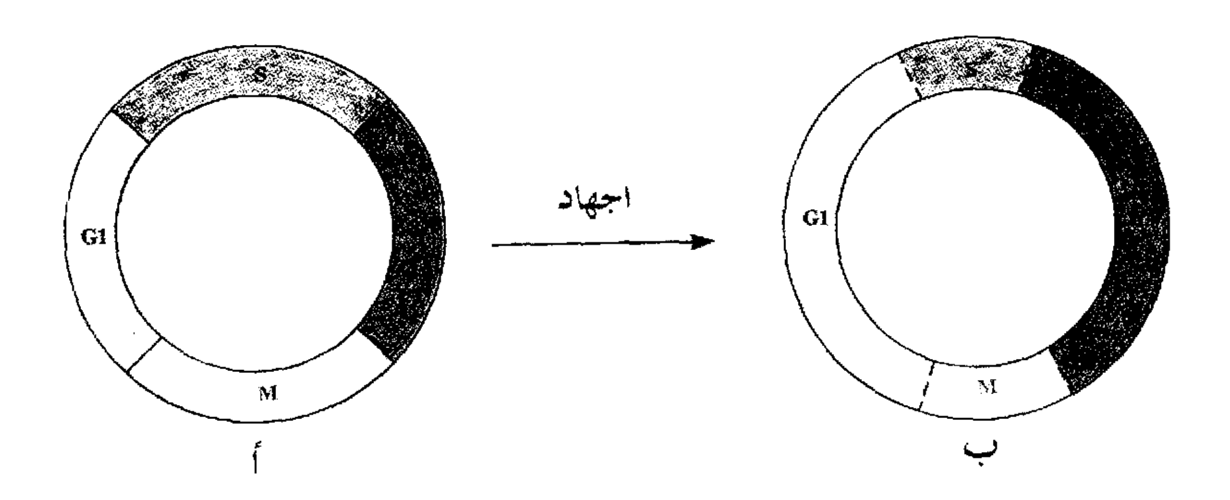
مستويات الإجهاد المائي MPa	مساحة الورقة سم٢/ورقة	عدد الخلايا X ١٠^٦/ورقة	حجم الخلايا ملم٣/١٠^٦ خلية
سعة حقلية	١٣٫٣	٦٫٥٠٠	٥٣٫٨
-٠٫١	١١٫٧	٥٫٧٤٣	٤٣٫٨
-٠٫٣	١٠٫٣	٥٫٣٦٤	٤٣٫٥
-٠٫٦	٧٫١	٤٫٢٩٢	٣٢٫٠
-٠٫٩٠	٥٫٥	٣٫٠٦٤	٣٥٫٥
-١٫٢	٣٫٩	٢٫٠٠٧	٢٨٫٥

(Yasseen and Al-Maamari, 1995)

ب - الشغور Stomata

تغلق الثغور جزئياً أو كلياً وماينطوي عليه من تقليل في عملية التبادل الغازي والذي يؤثر سلباً في عمليات البناء الضوئي والتنفس. إن عملية غلق الثغور بفعل الإجهاد المائي قد درست في كثير من النباتات حيث اتضح أن هناك أحداث فسيولوجية وكيموحيوية تجري في الخلايا الحارسة (شكل ١٧-٢)، فالإجهاد

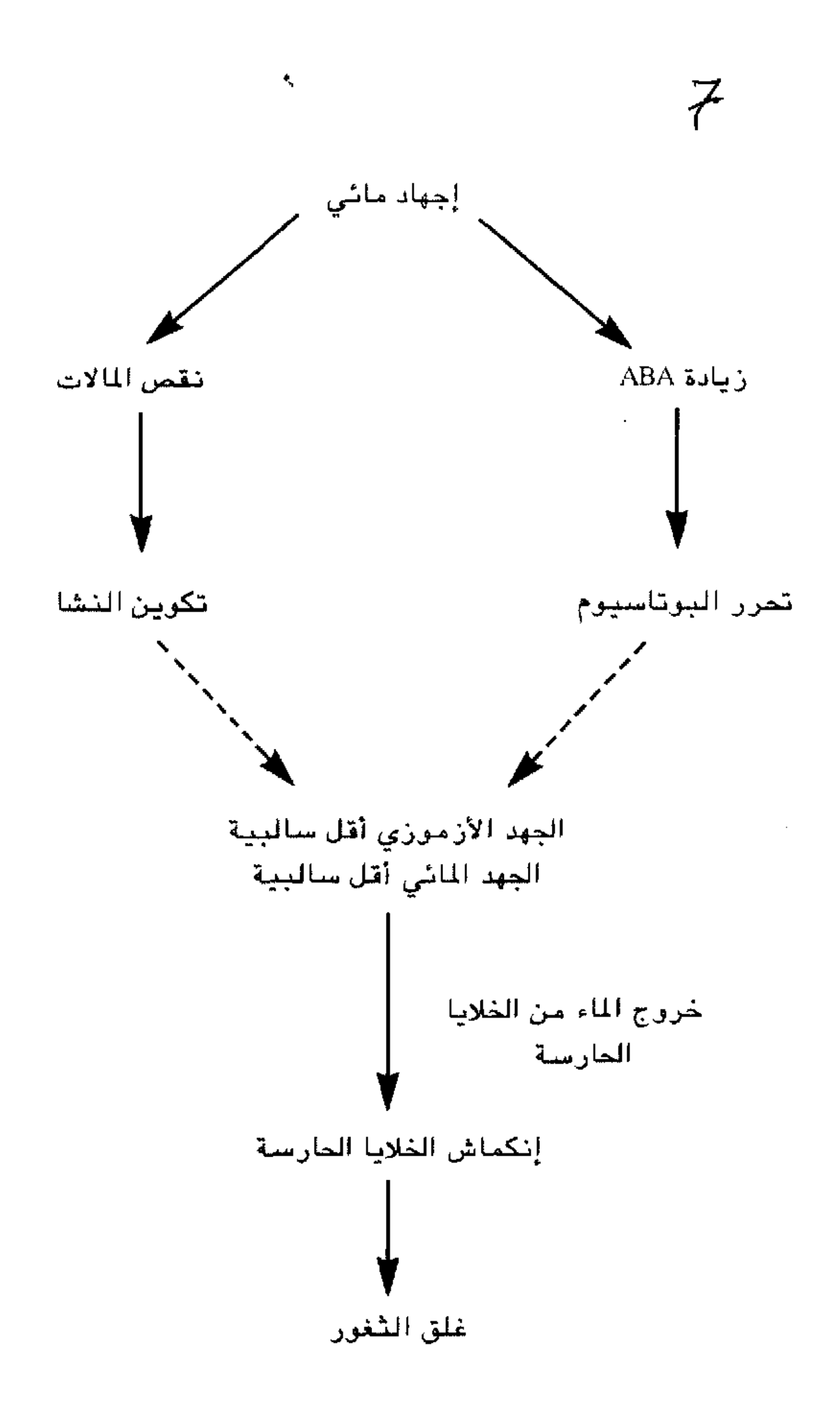
المائي يسبب زيادة في حامض الأبسيسيك ABA والذي يساهم في ضخ أيون البوتاسيوم من الخلايا الحارسة وبالتالي غلق الثغوركذلك فإن الإجهاد المائي يسبب نقص في المالات بسبب تحولها إلى النشا ذو النشاط الأزموزي الضئيل.
دلت بعض التقارير في نهايات الثمانينيات من القرن العشرين الميلادي إن الإجهاد المائي ربما يستحث عمل بعض المورثات المسؤولة عن بناء ABA تحت ظروف الإجهاد المائى والذي يعجل غلق الثغور للحفاظ على المستوى المائي للنبات، إلا أن ذلك من شأنه أن يعرقل عملية التبادل الغازي فضلاً عن التأثير التثبيطي لـ ABA ذاته على مختلف الجوانب الفسيولوجية والكيموحيوية، أو يمكن أن يكون ذلك من خلال تثبيط عمل الجبريلين المحفز لبناء ألفا – أميليز والذي يؤدي في نهاية المطاف إلى تثبيط تحلل النشا.



شكل (١٧-١)

(أ) الدورة الخلوية قبل الإجهاد

(ب) الدورة الخلوية بعد الإجهاد



شكل (١٧-٢)

تصور لتتابع الأحداث الفسيولوجية التي تجري داخل الخلايا الحارسة والتي توضح غلق الثغور تحت تأثير الإجهاد المائي (ياسين، ١٩٩٢)

جـ - البناء الضوئي Photosynthesis

تثبيط تفاعلات البناء الضوئي ومن أهمها تفاعلات هل Hill reactions وهبوط في الأنظمة الضوئية Photosystems وتثبيط نشاط إنزيم Rubisco فضلاً عن انخفاض في محتوى صبغات البناء الضوئي. أما عمليات التنفس الضوئي Photorespiration فإن الدراسات المختلفة قد أشارت إلى استجابات متباينة حيث أوضحت بعض تلك البحوث هبوطاً في هذه العملية بينما أكدت أخرى على تحفيز مسار جلايكوليت Glycolate pathway.

د - التنفس Respiration

حدوث اضطرابات في المسارات الحيوية لعملية التنفس والتي تتلخص في هبوط حاد في عملية الفسفرة التأكسدية وكذلك في استهلاك O_2 وتحفيز تفاعلات التحلل السكري ومسار فوسفات السكر الخماسي Pentose phosphate pathway. هذا فضلاً عن حدوث اضطرابات معقدة عند الإجهاد المائي القاسي في بعض النباتات حيث تبدي عملية التنفس زيادة في معدلها بسبب زيادة تركيز الإنزيمات والمركبات المشتركة في العملية ذاتها لاتلبث تلك العملية أن تهبط سريعاً عندماينخفض الجهد المائي كثيراً.

هـ - تراكم الذائبات Solute Accumulation

تميل النباتات المختلفة إلى خفض الجهد الأزموزي Ψ_s (جهد الذائبات Solute potential). وتدعى هذه العملية بالتعديل الأزموزي Osmotic adjustment أو التنظيم الأزموزي Osmoregulation والتي من شأنها إبقاء التدرج في الجهد المائي Water potential gradient لصالح دخول الماء من التربة إلى أنسجة النبات. ومن أهم مكونات عملية التنظيم الأزموزي: الأيونات اللاعضوية البوتاسيوم والكالسيوم والمغنيسيوم والصوديوم أو المركبات العضوية والتي تشمل الأحماض العضوية مثل أحماض الماليك والستريك والفيوماريك والأحماض الأمينية مثل البرولين والجلوتامين وفينايل ألانين وغيرها وكذلك المركبات الكربوهيدراتية الذائبة مثل الجلوكوز والفركتوز والسكروز وغيرها فضلاً عن تراكم مركبات الأمونيوم الرباعية Quaternary ammounium compounds مثل البيتان Betaine والكولين Choline.

و - اختلال التوازن الهرموني Hormone Imbalance

ومن جملة الاضطرابات الأيضية بفعل الإجهاد المائي مايحدث للمحتوى الهرموني من تغيرات واضحة والتي تشمل زيادة في بناء ونشاط مثبطات النمو Growth retardants

أو هبوط في بناء ونشاط محفزات النمو Growth promoters أو الإثنين معاً. إن الاستنتاجات العلمية التي قادت للتفكير في مسألة حدوث اضطراب هرموني بفعل الإجهاد المائي جاءت في دراسات ابتدأت في نهاية الخمسينيات من القرن العشرين الميلادي حيث توصل بعض الباحثين إلى أنه بالإمكان إزالة التأثير المثبط لتركيزات عالية من المانيتول (مادة ذات تأثير أزموزي) على إنبات بذور الخس وذلك بمعاملة البذور بالجبريلين، وبعد ذلك قدمت دراسات كثيرة على مختلف النباتات والتي أشارت بأن معاملة النباتات بالهرمونات المحفزة للنمو تحت ظروف الإجهاد المائي من شأنها أن تزيد من مستويات الحامض النووي الرايبوزي RNA والبروتين، وهذا يعني أن زيادة مستوى الهرمون الداخلي ضروري لاستعادة الفعاليات الأيضية نشاطها العادي تحت تلك الظروف.

ز - اضطراب محتوى الأحماض النووية والبروتينات

Disturbances in Nucleic Acid and Protein Contents

تؤكد الدراسات أن تعرض النبات إلى ظروف نقص الماء يؤدي إلى اختلال في محتوى البروتين. ويمكن مناقشة ذلك من زاويتين هما بناء البروتين Protein synthesis وتحلل البروتين Protein breakdown. وارتبط التأثير السلبي للإجهاد المائي على عملية بناء البروتين بهبوط محتوى البولي رايبوسومات Polyribosomes وتغيرات في خصائص الأغشية البلازمية التي تقوم بفصل وتنظيم الأنشطة الأيضية أو تراكم مركبات مثبطة لبناء البروتين مثل ثنائي كبريتيد الجلوتاثيون Glutathione disulfide وهبوط مستويات ATP وتغير نمط المورث والذي من شأنه أن يحدث تغيرات كبيرة في بناء البروتين أو استحثاث بناء أنواع غير مألوفة من البروتينات فضلاً عن خفض تدفق النترات بسبب هبوط نشاط إنزيم Nitrate reductase. أما الجانب الثاني الخاص بتحلل البروتين فإن هبوط بناء البروتين يمكن أن يعني حدوث عدم اتزان بين البناء والهدم لصالح الهدم، كما أن تحلل البروتينات الذي يحدث بفعل الجفاف له دور في توفير مركبات ذائبة تساهم في عملية التنظيم الأزموزي.

يمكن أن يكون اضطراب عملية بناء البروتين بسبب اضطراب أيض الأحماض النووية والتي يمكن تفسيرها من خلال تحلل الأحماض النووية ونقص في بنائها إضافة إلى نقص محتوى البولي رايبوسومات. وتلك التأثيرات تبدو مترابطة لأن زيادة فعالية إنزيم RNase من شأنها أن تخفض عمليات بناء البروتين تحت ظروف الإجهاد المائي من خلال تحطيم mRNA وهذا بالنتيجة يؤدي إلى هبوط في عمليات بناء الأحماض النووية

بسبب هبوط في بناء ونشاط الإنزيمات الخاصة ببنائها.

أما استجابة النشاط الإنزيمي تحت ظروف الإجهاد المائي فإن الدراسات المختلفة أكدت حدوث هبوط أو زيادة في هذا النشاط. ويُعزى هبوط النشاط الإنزيمي إلى نقص في عمليات بناء الإنزيمات أو تغيرات في تركيبها، أو عدم توافر المواد الوسطية الناتجة من عملية البناء الضوئي أو تحطيم الأنظمة الإنزيمية وفقدان البروتينات. أما أسباب زيادة النشاط الإنزيمي فقد يُعزى إلى زيادة ذوبان الإنزيمات وخاصة الإنزيمات المحللة مائياً Hydrolytic أو تحطيم التوزيع الإنزيمي في العضيات Compartmentation breakdown أو تغيرات في تركيب الإنزيمات وفي أنماط المشابهات الإنزيمية Isoenzymes.

وفي السنوات الأخيرة بذل العلماء جهوداً كبيرة لدراسة تعبير المورث المرتبط بالتأقلم لظروف الإجهاد المائي، حيث اتضح أن هناك بروتينات معينة تدعى أُزموتين Osmotins تُبنى تحت تلك الظروف أو تحت ظروف الملوحة أو المعاملة بحامض الأبسيسيك ABA. وثمة جهود حثيثة تُجرى في الوقت الحاضر لغرض الربط بين بناء أنواع محددة من تلك البروتينات وقدرة النباتات على مقاومة ظروف الإجهاد.

ح - اضطراب المكونات الدهنية Disturbances in Lipid Constituents

تعود أهمية دراسة المكونات الدهنية تحت ظروف الإجهاد المائي إلى أن هذه المركبات تشكل البناء الأساسي للأغشية البلازمية. وقد اتضح من خلال الدراسات الحديثة أن هناك اضطراباً واضحاً لتلك المكونات تحت ظروف نقص الماء (جدول ١٧-٣) والذي من شأنه أن يغير خصائص الأغشية البلازمية وبالتالي إلى مقدرتها في السيطرة على حركة المواد عبرها (شكل ١٧-٣). وقد استغلت تلك التغيرات في المكونات الدهنية لتحديد مقاومة النبات لظروف الجفاف أو الملوحة بمقارنة الأصناف النباتية المختلفة.

جدول (١٧-٣)

تأثير الإجهاد المائي على محتوى وتركيب الدهون للجزء الخضري للذرة الصفراء *Zea mays*

نوع المادة الدهنية	المقارنة	الإجهاد
	ملجم/ ١٠٠ نبات	
ثنائي اسل جليسرول Diacylglycerols	٩٫١	٦٫٨
أحماض دهنية حرة Free fatty acids	٢٫٩	١٫٣
دهون سكرية Glycolipids	٢٤٦٫١	٢٧٢٫٠
دهون فوسفاتية Phospholipids	٢٦٢٫٥	١٠٤٫٧
ثلاثي اسل جليسرول Triacylglycerols	٩٫٨	١٣٫٠
ستيرولات حرة Free sterols	٢٥٫٧	٣٠٫٤
إجمالي الدهون Total lipids	٥٥٦٫١	٤٢٨٫٢

(Navari - izzo et al., 1989)

آليات مقاومة النباتات للجفاف Mechanisms of Drought Resistance in Plants

مما لاشك فيه أن النباتات المختلفة ذات آليات متباينة في مقاومتها للجفاف أو الإجهاد المائي والتي يمكن وضعها في ثلاث آليات رئيسية:

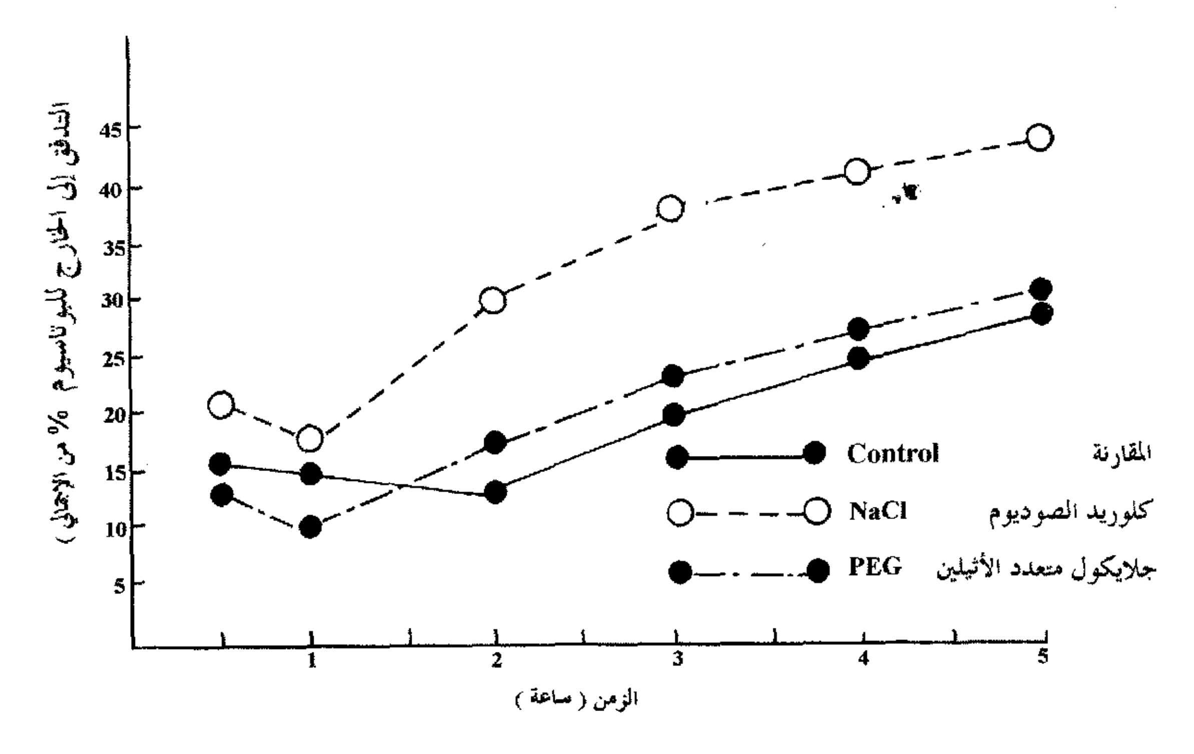
أ - الهروب من الجفاف Drought escape

ب - تفادي الجفاف Drought avoidance

ج - تحمل الجفاف Drought tolerance

ويوضح الجدول (١٧-٤) الآليات الفرعية الخاصة بمقاومة الجفاف.

وتتلخص آلية الهروب من الجفاف بأن النبات بمقدوره إتمام دورة حياته وإنتاج البذور بسرعة قبل حدوث عجز للماء لدرجة قاسية. تمتاز بعض النباتات العشبية الحولية Ephemerals بأنه عندما تسقط الأمطار فإنها تستغل ذلك من أجل الإنبات والنمو الخضري وتكوين الأزهار والبذور قبل موسم الجفاف في المناطق الصحراوية.



شكل (١٧-٣)

التدفق إلى الخارج Efflux للبوتاسيوم من أنسجة الجذور لبنات الذرة الصفراء *Zea mays*

من نباتات مروية وأخرى معرضة للملوحة كلوريد الصوديوم أو الإجهاد المائي بواسطة خافض الجهد PEG

(Navari - Izzo et al., 1988)

جدول (١٧-٤)

الآليات المختلفة لمقاومة الجفاف

الآليات الرئيسية	الآليات الفرعية
الهروب من الجفاف	
تفادي الجفاف	الاحتفاظ بالماء: أ - غلق الثغور ب - الحاجز الأدمي لفقد الماء ج - تغيرات في مساحة السطح الناتح د - تغير في قيمة الإشعاع الممتص هـ - خزن الماء و - الماء الأيضي
	الامتصاص السريع للماء: أ - تأقلم الجذور ب - التوصيل الهيدروليكي للنباتات
تحمل الجفاف	تفادي فقد الماء: أ - التنظيم الأزموزي ب - تغير التمدد المرن للجدار الخلوي ج - تغيرات لدونة الجدار
	تحمل نزع الماء: تحمل الجوع وفقد البروتين والانتفاخ الخلوي

أما آليات تفادي الجفاف فإنها تكون بآليتين ثانويتين هما آلية الاحتفاظ بالماء Water conservation وآلية الامتصاص السريع للماء Rapid absorption of water. والتحورات الخاصة بالاحتفاظ بالماء تكون بغلق الثغور جزئياً أو كلياً أو زيادة سمك الحاجز الأدمي

لفقد الماء وتغيرات في مساحة السطح الذي يقوم بعملية النتح (الأوراق) وتكوين تراكيب خاصة خازنة للماء Water cells أو تحورات شكلية تزيد من المقاومة لانتشار الماء من التجويف الثغري إلى الهواء. أما التأقلم الخاص بالامتصاص السريع للماء فيكون من خلال تأقلم الجذور واندفاعها إلى أعماق التربة أو زيادة كفاءة الامتصاص.

وآليات تحمل الجفاف تعني تحمل الهبوط في الجهد المائي للنسيج النباتي والذي يعني آليتين ثانويتين هما تفادي نزع الماء Dehydration avoidance وتحمل نزع الماء Dehydration tolerance. يكون تفادي نزع الماء من خلال التنظيم الأزموزي Osmoregulation وزيادة التمدد المرن للجدار الخلوي Increase in elastic extensibility وتغيرات في لدونة الجدار Changes in wall plasticity. أما تحمل نزع الماء فإنه يعني قدرة النبات على تحمل إجهادات الجوع Starvation وفقد البروتين، أو تحمل الإجهاد المباشر وخصوصاً فقد الانتفاخ.

الملوحة (الإجهاد الملحي) Salinity (Salt Stress)

لابد من التفريق بين الإجهاد الملحي Salt stress والإجهاد الأيوني Ion stress ذلك أن المصطلح الأول يستعمل حينما يكون تركيز الملح عالياً لدرجة معه ينخفض الجهد المائي لوسط النمو لدرجة محسوسة (٥ر٠ - ١ر٠ ميجا باسكال)، أما إذا كان الانخفاض في الجهد المائي طفيف وغير محسوس فإن ذلك يعني أن التأثير هنا يكون بشكل إجهاد أيوني Ion stress. ونحن في هذا الجزء معنيين بمشكلة الملوحة (الإجهاد الملحي).

مشكلة ملوحة التربة من المشكلات القديمة التي عصفت بالحضارة الإنسانية على مر العصور والأزمان وإلى يومنا هذا. ومن الطريف أن زوال الحضارة السومرية في جنوب العراق كان من أحد أسبابها الرئيسية تراكم الأملاح في الأراضي الزراعية وبالتالي تدهور الاقتصاد الزراعي وانصراف الناس في ذلك الوقت عن زراعة القمح (الغذاء الرئيسي) ذو المقاومة المعتدلة إلى الشعير ذو المقاومة العالية للملوحة. وهذا يعني أيضاً إدراك الإنسان في وقت مبكر إلى أن النباتات تختلف في مقاومتها للملوحة. وفي الحقيقة أن ٧٠٪ من سطح الأرض عبارة عن ماء مالح. وثلث مساحة اليابسة قاحل Arid أو شبه قاحل Semi-arid ونصف ترب تلك المناطق هي ترب ملحية لدرجة كبيرة. ومن الجدير بالذكر بأن تلك الأراضي صالحة للزراعة وعليه فإن تراكم الأملاح فيها من شأنه أن يهدد الإنتاج الزراعي. ويمكن تلخيص أسباب نشوء هذه المشكلة في الترب المختلفة إلى مايلي:

١- الترب القريبة من سواحل البحار أو المحيطات تعاني من الملوحة لقربها من الماء

المالح حيث تواجه نباتات هذه المناطق تركيزات عالية من الأملاح. وهذا ينطبق كذلك على مصبات الأنهار حيث يختلط الماء العذب مع الماء المالح أو تحصل عملية تبادل بين النوعين من المياه عند حصول المد.

٢- أما في الترب البعيدة عن السواحل فإنها يمكن أن تعاني من الملوحة وذلك للأسباب الآتية:

أ - ارتشاح الأملاح من الرواسب البحرية في السواحل إلى المناطق المحاذية.

ب - تراكم الأملاح بفعل عملية الري وخصوصاً عند الري بماء عالي الملوحة، ويرافق ذلك عدم وجود نظام صرف جيد. وهذا من شأنه أن يسبب ضرراً للنباتات الحساسة في أول الأمر لايلبث أن يؤثر فيما بعد على معظم النباتات عندما تتراكم كميات كبيرة من الأملاح.

ج - تركيز الأملاح بفعل التبخر والنتح في المناطق الحارة القاحلة وشبه القاحلة حيث يتبخر الماء تاركاً الأملاح متراكمة على الأرض.

إن تراكم الأملاح يسبب ضرراً كبيراً لتركيب التربة وفعالية النبات. فتراكم أيونات الصوديوم والكالسيوم والمغنيسيوم والكلوريد والكبريتات يمكن أن تساهم في مشكلة الملوحة. التركيزات العالية من الصوديوم تسبب ضرراً للنبات بشكل مباشر فضلاً عن تكسير تركيب التربة وإنقاص المسامية ونفاذية الماء. وتوصف التربة بأنها ملحية إذا احتوت على تلك الأيونات بشكل ذائب تؤدي إلى رفع قيمة التوصيل الكهربائي لمستخلص التربة المشبعة Electrical conductivity of soil extract (EC Soil Ext.) إلى أكثر من ٤ ملي سيمنز/سم (mS/cm)*. وعليه فقد صنفت النباتات المختلفة حسب استجابتها إلى ثلاثة مستويات رئيسية:

١- النباتات الحساسة Sensitive or Susceptible plants وهي النباتات التي تقل إنتاجيتها للنصف عندما تزداد الملوحة بمدى من ٤ إلى ٨ ملي سيمنز/سم لمحلول التربة المشبعة.

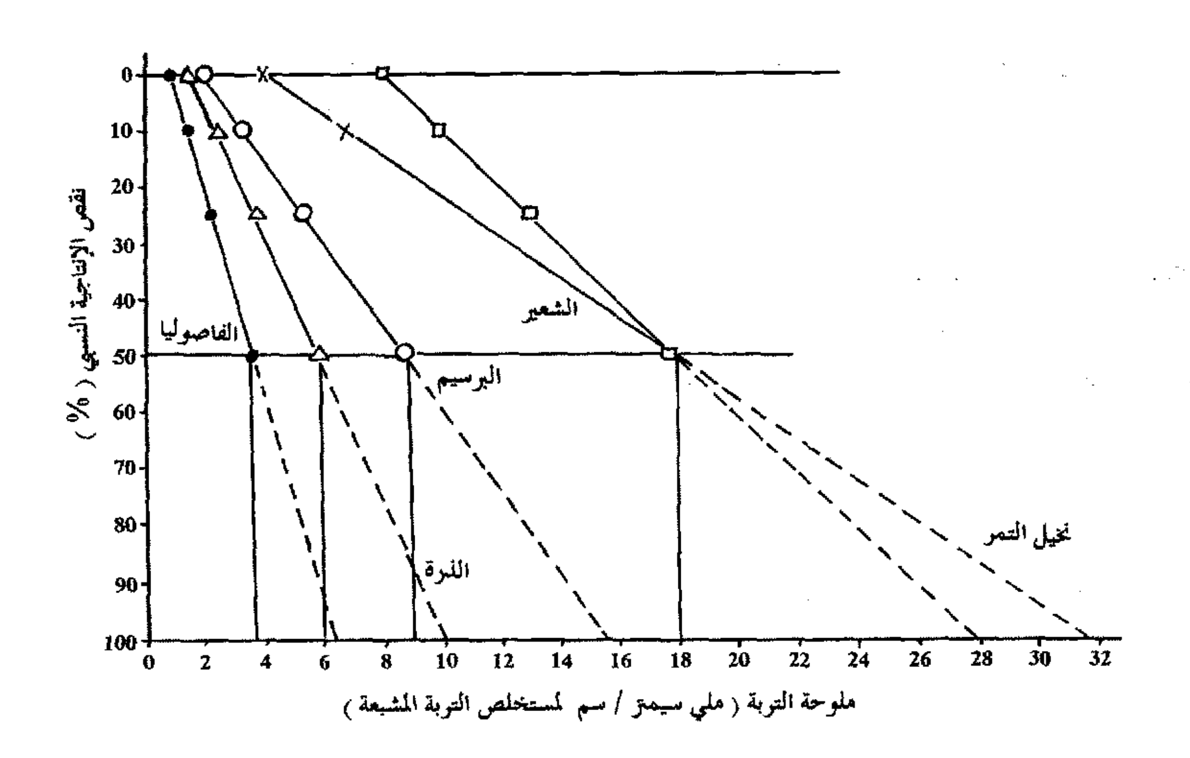
٢- النباتات المعتدلة Moderate plants وهي النباتات التي تقل إنتاجيتها للنصف عندما تزداد الملوحة بمدى من ٨ إلى ١٢ ملي سيمنز/سم لمحلول التربة المشبعة.

٣- النباتات المقاومة Resistant plants وهي النباتات التي تقل إنتاجيتها للنصف عندما تزداد الملوحة بمدى أكثر من ١٢ إلى ١٥ ملي سيمنز/سم لمحلول التربة المشبعة.

---

* تستخدم في الوقت الحاضر وحدة dS/m للتعبير عن التوصيل الكهربائي لمستخلص التربة المشبعة أو محاليل الأملاح

وثمة تصنيفات أخرى فالنباتات المعتدلة يمكن أن تصنف إلى معتدلة الحساسية Moderate sensitive، ومعتدلة المقاومة Moderate reistance. ويوضح الشكل (١٧-٤) استجابة بعض النباتات الاقتصادية إلى مستويات الملوحة المختلفة. إن وجود الأملاح الذائبة في محلول التربة يؤدي إلى هبوط النمو والإنتاجية بطريقتين:



شكل (١٧-٤)

استجابة بعض النباتات الاقتصادية إلى مستويات مختلفة من الملوحة

(Ayers and Westcot, 1976)

أ - التأثير الأزموزي Osmotic Effect

إن الأملاح الذائبة في محلول التربة تخفض الجهد المائي وبالتالي تسبب نوعاً من الإجهاد المائي حيث تؤثر سلباً في عملية امتصاص النبات للماء المطلوب للنمو. وقد نوقش تأثير الإجهاد المائي على مختلف الجوانب الفسيولوجية والكيموحيوية وبالتالي فإن التأثير نفسه يحصل بفعل التأثير الأزموزي للأملاح.

ب - التأثير الأيوني الخاص Specific Ion Effect

وهو تأثير الأيونات بفعل خصائصها الذاتية على نمو النبات وتطوره خلال دورة حياته. ويمكن تقسيم التأثير الأيوني الخاص إلى نوعَين من التأثيرات الثانوية:

١- التأثير السام Toxic Effect

وهو تراكم بعض الأيونات (التي تدخل في مكونات محلول التربة) في أنسجة النبات لدرجة السمية حيث تظهر أعراض ذلك التأثير بشكل اصفرار للأوراق وظهور مناطق نخرة (ميتة) إضافة إلى ذبول أوراق كثير من النباتات. وينتج عن ذلك اضطراب كبير للفعاليات الحيوية في النبات نتيجة لتداخل الأيونات وتكوين معقدات عضوية مسببةً خللاً في الأيض النباتي. فقد ذكرت بعض البحوث أن تلك التأثيرات تكون بشكل مباشر على الأغشية البلازمية الخارجية أو بعد دخول الأيونات إلى البروتوبلاست حيث يُثَبِّطْ النشاط الإنزيمي والبناء الحيوي للبروتينات. وقد وجد أن تركيز الصوديوم العالي في وسط جذور النبات من شأنه أن يحل محل الكالسيوم في الغشاء البلازمي وبالتالي تتغير نفاذية ذلك الغشاء والذي يصبح منفذاً للأيونات المهمة مثل البوتاسيوم. كذلك تتأثر سلباً عملية البناء الضوئي بوجود أيونات الصوديوم أو الكلوريد التي تتراكم في البلاستيدات الخضر حيث تتثبط عمليات الفسفرة الضوئية أو الأيض الكربوني. أما الإنزيمات فهي الأخرى حساسة لتلك الأيونات وهذا يحدث في أنواع النباتات المختلفة سواءً كانت تلك النباتات ملحية أو مقاومة أو حساسة للملوحة. وقد وضع العلماء بعض الأدلة للتأثير السام للأيونات:

(أ) الذائبات العضوية غير ضارة للنبات بذات التركيزات التي عندها تكون الأملاح ضارة. وهذا يعني أن هناك تأثيرات نوعية للأملاح لاتعتمد على التركيز.

(ب) تختلف الأملاح في التركيزات التي عندها يبدأ تأثيرها الضار.

(ج) وجود بعض الذائبات العضوية من شأنه أن يخفف من التأثير الضار للأملاح.

(د) الكالسيوم يعمل كمضاد لتأثيرات الأملاح الضارة.

ومن خلال الدليلين جـ، د فإنه يمكن التصور بأن هناك نوعاً من الحماية ضد التأثيرات الضارة للأملاح إما بوجود مركبات عضوية أو أملاح وهذا مايحصل بالفعل داخل أنسجة النبات. ومن الجدير بالذكر، بأن هناك مجموعة من مركبات عديد الببتيد يمكن أن ترتبط بالعناصر المعدنية والتي تسمى Phytochelatins. تُبنى هذه المركبات عندما يكون هناك تراكماً كبيراً للعناصر الثقيلة حيث ترتبط هذه المواد مع تلك العناصر

وتنتقل إلى الفجوات بوساطة ناقل خاص. وهذا يعني:

(١) التأثير الضار للأيونات يمكن أن يخفف.

(٢) وجود هذه المركبات دليل على الإجهاد المعدني.

٢- عدم التوازن الغذائي Nutritional Imbalance

تسبب الأيونات الزائدة اضطراب في التغذية المعدنية للنبات وذلك بإعاقة امتصاص أيونات معينة أو حث تراكم أيونات أخرى. فمثلاً زيادة تركيز الصوديوم يؤدي إلى خفض امتصاص العناصر الضرورية مثل البوتاسيوم والمغنيسيوم أو الكالسيوم أو إلى زيادة تركيز أيونات أخرى مثل النترات أو الفوسفات (جدول ١٧-٥). ومن جانب آخر قد يقلل الكالسيوم امتصاص وتراكم العناصر الثانوية مثل المنغنيز والبورون والحديد. ويمكن الاستنتاج بأن العناصر المسببة للملوحة إذا ماتراكمت بكميات كبيرة في النبات إنما تؤدي إلى اضطرابات في تغذية النبات والتي تتمثل بهبوط تراكم بعض العناصر وزيادة تراكم عناصر أخرى وهذا يؤدي إلى اضطراب في تغذية النبات. كذلك فإن تحمل النباتات بصورة عامة للعناصر الثانوية أو العناصر الثقيلة يكون أقل من تحملها للعناصر الأساسية ففي كثير من الأحيان يمكن أن يمتص النبات كميات كبيرة من البوتاسيوم أو النترات دون أن تظهر أعراض سامة لكن زيادة تركيز بعض العناصر الثانوية (الثقيلة) منها يؤدي إلى اضطراب كبير في تغذية وفعاليات النبات من خلال تداخلها مع الفعاليات الإنزيمية أو تثبيط امتصاص العناصر الأخرى. ومن الجدير بالذكر بأن الأغشية البلازمية تعد هدفاً رئيسياً لتأثير العناصر الثقيلة في أيض النبات.

جدول (١٧-٥)

تأثير مستويات مختلفة من الملوحة على تراكم العناصر الرئيسية في أوراق نبات القمح (صنف يوكورا Yecora)

تركيز NaCl	ملجم/جرام وزن جاف				
مول م-٣	البوتاسيوم	الكالسيوم	المغنيسيوم	النيتروجين الكلي	الفسفور
صفر	٦١,١	٦,٦	٢,٣١	٥١,٨	٨,٥
٥٠	٤٥,٦	٤,٩	٢,٢٨	٥٧,٥	١٠,٠
١٠٠	٣٥,٨	٤,١	٢,١٧	٥١,٧	١٠,٤
١٥٠	٢٩,٣	٣,٧	١,٨٧	٤٣,٩	١٣,٤

Yasseen (1983)

آليات مقاومة الملوحة في النباتات Mechanisms of Salt Resistance in Plants

هناك آليتان رئيسيتان لمقاومة الملوحة:

أ - آلية التفادي Avoidance mechanism

ب - آلية التحمل Tolerance mechanism

آلية التفادي Avoidance Mechanism

يمكن للنبات أن يتفادى الإجهاد الملحي من خلال ثلاث آليات:

١- آلية عزل الملح سلبياً Passive Exclusion of Salts

يمكن أن يقوم النبات بعزل وإبعاد الأيونات المسببة للملوحة وذلك قد يتخذ عدة أبعاد ومستويات على مستوى الكائن الحي أو أعضاء النبات أو حتى عضياته. فيمكن أن تكون الجذور غير منفذة للأملاح وبالتالي فإن النبات الذي يتميز بهذه الآلية لايمرر الأيونات المسببة للملوحة مثل الصوديوم عبر الأغشية البلازمية، وهكذا يقوم النبات بإبعاد الأيونات الضارة خارج جسم النبات. إلا أن هناك آلية عزل على مستوى أعضاء النبات حيث يمكن للنبات أن يعزل الأيونات الضارة من الأعضاء ذات الأهمية الحيوية مثل الأوراق إلى أعضاء أخرى أقل أهمية مثل أعناق الأوراق أو السيقان أو الجذور. وقد ارتبطت عملية مقاومة الملوحة في بعض النباتات بتدرج تناقصي للصوديوم من الجذور وحتى الأوراق ويقابل ذلك تدرج تصاعدي للبوتاسيوم في هذا النظام. ويبدو أن عملية العزل معقدة ذلك أن الكلوريد في مثل هذه النباتات قد يزداد في الجذور والسيقان وحتى الأوراق.

٢ - آليات استبعاد الملح الفائض Extrusion of Extra Salts

هذه الآليات معنية بالتخلص من الملح الفائض إما بطريقة الإفراز Secretion أو الإخراج Excretion أو الاستبعاد Extrusion، وجميع تلك الآليات لابد من حدوثها بآلية نشطة (صرف طاقة). كما أن معظم حالات آلية العزل التي نوقشت غير معروفة فيما إذا كانت بشكل سلبي Passive أو نشط Active وعليه فإن هناك عدم وضوح بهذا الخصوص. ويمكن أن تتخذ تلك الآليات أشكال مختلفة فقد تكون عملية التخلص من الأيونات الضارة إلى الأوراق القديمة (إخراج) ويقوم بعد ذلك النبات بالتخلص من تلك الأوراق بتساقطها، أو يكون ذلك بإبعاد الأيونات (استبعاد) إلى غدد ملحية Salt glands التي تتألف من خلايا جامعة للملح أو مخرجة له. كذلك فإن بعض النباتات ذات مثانات في

نسيج البشرة Epidermal bladers كما في أنواع *Atriplex* حيث تتم عملية ضخ الأيونات ضد التركيز إلى تلك التراكيب. وقد ذكرت التقارير أن أكثر أنظمة الإخراج فعالية هو ماوجد في الطحلب الأخضر الملحي *Dunaliella tertiolecta*. وحينما يُنمى هذا الطحلب في كلوريد صوديوم بتركيز ٥ر. إلى ٥ر٣ مولار، فإنه يقوم باستحثاث عملية سحب البروتونات بزيادة الملوحة مما يشير إلى أن تبادل $Na^+ : H^+$. ويعد هذا بمثابة مضخة إخراج للصوديوم Na^+ – extrusion pump. وثمة ملاحظة في نبات الأرز Rice حيث يقوم بعزل الصوديوم وذلك بالحفاظ على مستوى عالي من البوتاسيوم. إن آليات الإخراج أو الإفراز لغرض التخلص من الملح الزائد يمكن أن تحصل داخل الخلية الواحدة، وتقوم كثير من النباتات المقاومة للملوحة بتنظيم تركيز الأيونات الضارة وأبعادها عن العضيات المهمة مثل البلاستيدات الخضر أو المايتوكوندريا أو السايتوبلازم إلى عضيات أقل أهمية مثل الفجوات، ذلك أن تراكم الأيونات المسببة للملوحة مثل الصوديوم في البروتوبلازم من شأنه أن يعيق ويثبط النشاط الإنزيمي. إن إبعاد تلك الأيونات إلى الفجوة من شأنه أن يعطي المجال لتراكم ذائبات عضوية في السايتوبلازم تساعد في عمل موازنة أزموزية داخل الخلية بعملية التنظيم الأزموزي Osmoregulation فضلاً عن أن تلك المركبات العضوية توفر نوعاً من الحماية للنظام الإنزيمي ضد الأيونات الضارة التي قد تتراكم في السايتوبلازم.

٣- التخفيف Dilution

تقوم بعض النباتات بالنمو السريع والمستمر وخلال ذلك تمتص الماء بكميات كبيرة لمنع زيادة تركيز العناصر وهذا يؤدي إلى تكوين خلايا بارنشيمية كبيرة مما يجعل الأوراق أكثر سمكاً. وأن عملية غلق الثغور تحت ظروف الملوحة من شأنه أن يحافظ على المحتوى المائي والذي يؤدي إلى ظاهرة التخفيف. ويطلق مصطلح العصارية أو التشحم Succulence على ظاهرة زيادة المحتوى المائي في أنسجة النبات المعرض لتركيز عالي من الملح.

آلية التحمل Tolerance Mechanism

يمكن للنبات أن يتحمل الملح من جراء تراكم الأيونات ويبدو أن هذه الآلية هي عكس آلية التفادي ويمكن تلخيص الآليات الفرعية كما يلي:

١- التنظيم الأزموزي Osmoregulation

تقوم كثير من النباتات بتحمل الإجهاد الأزموزي الناجم عن الأملاح بعملية

التنظيم الأزموزي وذلك بنوعين الآليات:

أ - تفادي نزع الماء Dehydration avoidance

ب - تحمل نزع الماء Dehydration tolerance

ويمكن أن يقوم النبات بتفادي نزع الماء وذلك بزيادة تركيز الأيونات أو الذائبات بشكل عام لدرجة يستمر معها تدفق امتصاص الماء إلى جسم النبات. إن عملية تراكم الذائبات سواء كان مصدرها الأيونات الموجودة في بيئة النبات أو أنها عضوية يقوم النبات ببنائها داخلياً تسمى التنظيم الأزموزي Osmoregulation أو التعديل الأزموزي Osmotic adjustment. ومما لاشك فيه أن عمليات امتصاص الأيونات يكون بآلية نشطة (بصرف طاقة) وبناء الذائبات من خلال تحليل المركبات الكربوهيدراتية والبروتينية المعقدة إلى مركبات بسيطة ذائبة إنما هي عمليات مكلفة من حيث الطاقة فضلاً عن تقييد الكثير من المركبات الذائبة المهمة من أجل الاستمرار في خفض الجهد الأزموزي لاستمرار امتصاص الماء. وهناك اعتقاد جازم بأن هبوط نمو وإنتاجية النباتات بفعل الملوحة إنما هي نتيجة للتنظيم الأزموزي بين النبات وبيئته. أما آلية تحمل نزع الماء فإن النبات يتعايش مع ظروف فقدان الانتفاخ لكن لابد من إيقاف نمو النبات وإبقاء الخلايا في حالة عدم النمو Nongrowing state.

٢- تحمل نقص المغذيات Tolerance of Nutrient Deficiency

يمكن لبعض النباتات المتحملة للملوحة أن تديم عملية امتصاص البوتاسيوم تحت ظروف الملوحة مما يجعلها في وضع تقوم بعملية التحمل وذلك بتفادي نقص المغذيات.

٣- تحمل الضرر الابتدائي غير المباشر Tolerance of Primary Indirect Strain

تشمل هذه الآلية التخلص من المواد السامة التي قد تتراكم بفعل التعرض للملوحة، أو تفادي تثبيط النمو بفعل التأثير الأزموزي للأملاح وذلك بآلية التنظيم الأزموزي. ويمكن أن يكون ذلك بآلية تحمل الإنزيمات Enzyme tolerance حيث أن بعض الإنزيمات تتحمل تركيزات عالية من الأملاح دون أن يتأثر نشاطها. ويمكن لبعض النباتات أن تغير مساراتها الحيوية الخاصة بعملية تثبيت CO_2 - حسب بيئتها - من المسارات ثلاثية الكربون C_3 pathways إلى المسارات رباعية الكربون C_4 pathways أو المسارات الخاصة بالنباتات المتشحمة، ذلك أن الإنزيم (Phosphoenole pyruvate carboxylase) Pepco قد يتحفز بكلوريد الصوديوم وبالتالي قد تتنشط خصائص التحمل للملوحة.

٤- تحمل الضرر الإبتدائي المباشر Tolerance of Primary Direct Strain

وهو التأثير المفاجيء للصدمة (الصعق) الملحية Salt shock وتبدو النباتات الغضة (الحديثة) الحاوية على كميات قليلة من الأملاح أكثر حساسية للصدمة الملحية من النباتات القديمة. ويبدو أن التأثير الضار لذلك يكون من خلال تدمير النظام الغشائي في الخلية، وعليه فإن النباتات المتحملة للملوحة وفق هذه الآلية ذات أغشية ذات خصائص معينة لمقاومة الملوحة. قد دلت الدراسات العديدة في هذا المجال أن أغشية الثايلاكويد في البلاستيدات الخضر أو المايتوكوندريا قد تتعرض سلباً بفعل الإجهاد الملحي أو المائي. كذلك فإن قدرة الأغشية البلازمية في السيطرة على تنظيم مرور الأيونات الضارة المسببة لمشكلة الملوحة إلى السايتوبلازم أو الفجوات إنما هي خاصية حاسمة لتحديد النباتات الحساسة والمقاومة. وقد لوحظ في مناقشة سابقة كيف تقوم الخلية في النبات المقاوم للملوحة بإبعاد الأيونات الضارة إلى الفجوة لغرض التخلص من وجودها في السايتوبلازم ومن مراكز الأيض المهمة فيه.

يوضح الشكل (١٧-٥) الأنواع المختلفة المحتملة لتحمل الملوحة (أملاح الصوديوم).

الإجهاد الأيوني Ion Stress

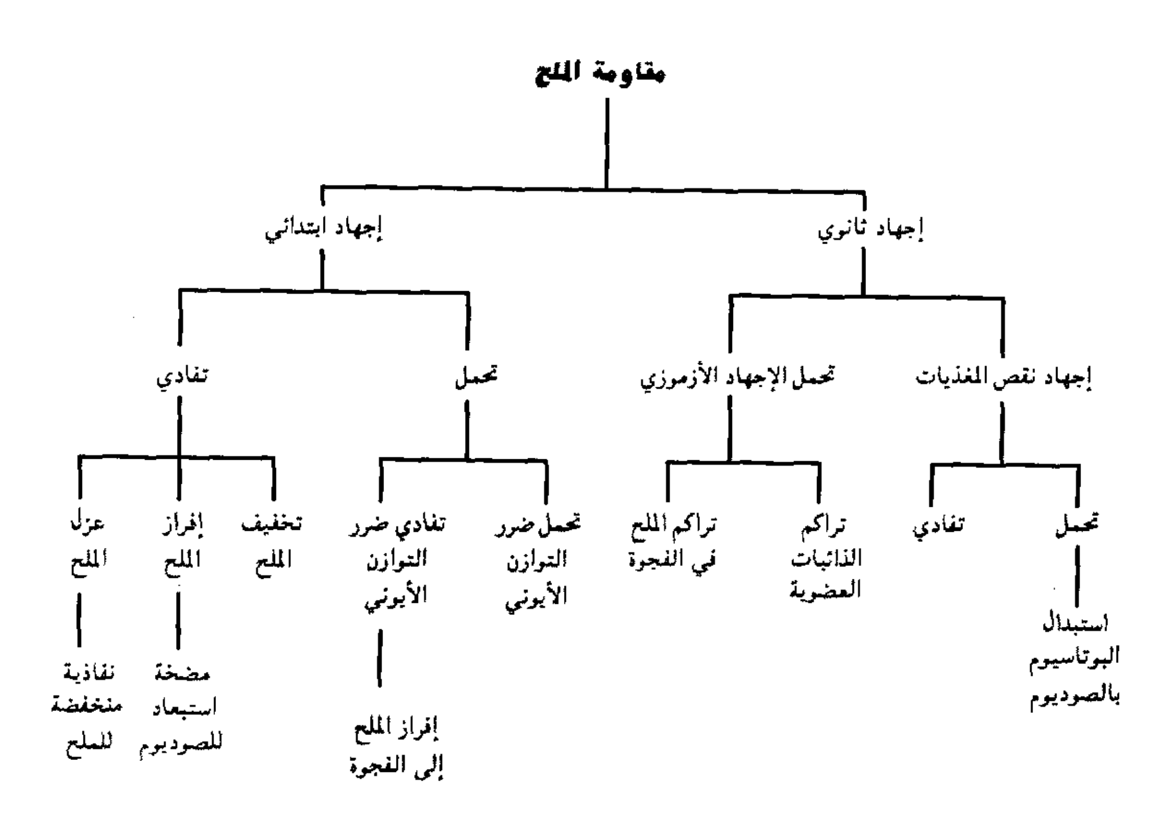
وهو الإجهاد الناجم عن وجود أيونات سامة. وقد قسمت العناصر إلى ثلاث مجموعات حسب سميتها للنباتات:

١- العناصر غير السامة Nontoxic elements

٢- العناصر السامة بتركيزات وسطية Toxic in medium concentration

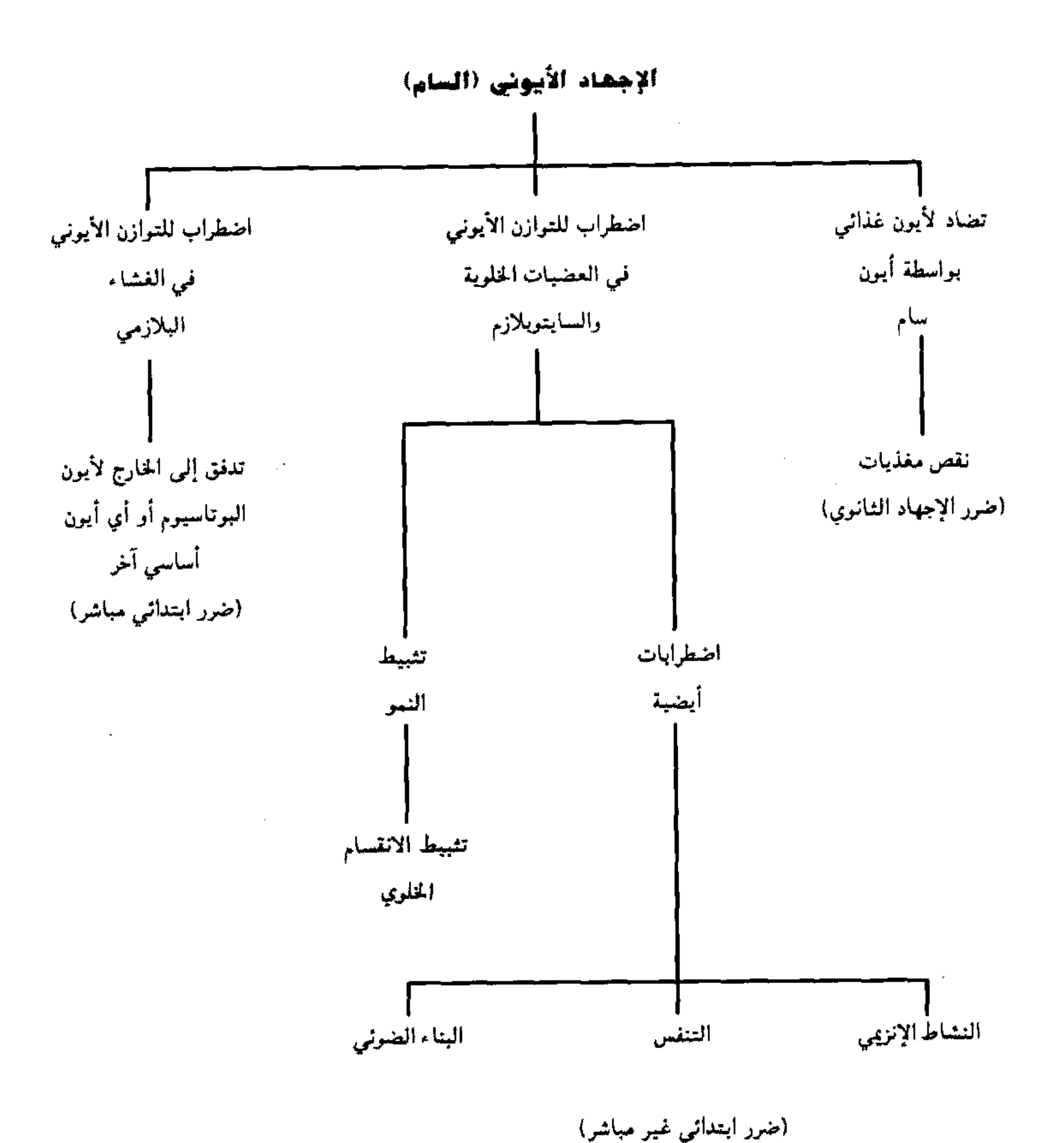
٣- العناصر السامة بتركيزات منخفضة (٥ جزء بالمليون أو أقل) Toxic in low concentration (5 ppm or less)

وقد نوقش تأثير العناصر الضرورية في موضوع التغذية المعدنية في النبات (الفصل السادس). إلا أن بعض العناصر قد تصبح سامة لكثير من النباتات بزيادة تركيزها في وسط النمو وتشمل المجموعة الثالثة عناصر الزئبق Hg والسيلينيوم Se واليود I والكادميوم Cd والكوبالت Co والنيكل Ni وغيرها. ويوضح الشكل (١٧ - ٦) أنواع الأضرار الناجمة عن الأيونات بشكل عام.



شكل (١٧-٥)

الأنواع المختلفة المحتملة لمقاومة أملاح الصوديوم



شكل (١٧-٦)

أنواع أضرار الإجهاد الأيوني (السام)

إجهاد درجة الحرارة Temperature Stress

يمكن مناقشة ثلاثة جوانب رئيسية في موضوع إجهاد درجة الحرارة والتي تتركز حول تأثير درجة الحرارة المسببة للأضرار الآتية:

أ - ضرر التبريد Chilling injury

ب - ضرر التجميد Freezing injury

ج - ضرر درجة الحرارة العالية High temperature injury

ضرر التبريد Chilling Injury

تتضرر بعض النباتات وخصوصاً ذات الأصل الاستوائي وشبه الاستوائي إذا ما تعرضت إلى درجات حرارة منخفضة مفاجئة أعلى قليلاً من درجة التجمد. ومن جملة النباتات الحساسة لظروف البرودة الذرة والفاصوليا والأرز والطماطم والخيار والبطاطا الحلوة والقطن، فضلاً عن نباتات الزينة مثل الكوليوس *Coleus* و *Passiflora* و *Gloxinina*. وتظهر بعض الأعراض نتيجة لتأثير مدى مـــــن درجات حرارة من ٥ - ١٥ مْ ومن تلك الأعراض بهوت لون النبات أو ظهور مناطق نخرة (ميتة) على الأوراق، وإذا ماتعرض المجموع الجذري لتلك الظروف فإن النبات قد يذبل. كذلك فإن التعرض المفاجيء لدرجات الحرارة الباردة من شأنه أن يُحدث صدمة برودة Cold shock تسبب ضرراً للنبات. ويمكن تلخيص الأضرار الفسيولوجية والكيموحيوية للتبريد كما يلي:

١- تثبيط عملية البناء الضوئي،

٢- تثبيط عمليات نقل الكربوهيدرات،

٣- معدل أبطأ للتنفس،

٤- تثبيط عملية بناء البروتين،

٥- زيادة تحلل البروتينات

ويبدو أن تلك الاستجابات إنما تعتمد على آلية إجمالية تتضمن فقدان خصائص الأغشية بفعل التبريد. فعلى سبيل المثال فإن عملية ارتشاح كبير للذائبات في أنسجة النبات الحساس للبرودة عند وضعها في ماء درجة حرارته صفر مئوي مقارنة مع أنسجة النبات المقاوم للبرودة. وهذا يعكس مدى الضرر الحاصل للأغشية البلازمية. كذلك فإن تثبيط عمليات التنفس والبناء الضوئي بفعل البرودة تعكس الضرر الحاصل للنظام الغشائي للبلاستيدات الخضر والمايتوكوندريا. وقد قدمت تفسيرات لمقاومة بعض النباتات للبرودة والتي يمكن مناقشتها على أساس خصائص الأغشية البلازمية. مما هو معروف بأن الأغشية البلازمية مؤلفة من طبقة دهنية مزدوجة وتتداخل معها مركبات

بروتينية. وأن الخصائص الفيزيائية لتلك الدهون متأثرة بالبروتينات الغشائية التامة Integral membrane proteins والتي تشمل القنوات البروتينية التي تنظم مرور المواد والإنزيمات التي تعتمد عليها الأنشطة الأيضية. ويمكن القول بأن النباتات الحساسة للبرودة ذات نسبة عالية من سلاسل الأحماض الدهنية المشبعة وهذه الأنواع من الأغشية تميل للتصلب وتتحول إلى حالة شبه بلورية عند درجة حرارة أعلى قليلاً من الصفر المئوي. وحينما تصبح الأغشية أقل ميوعة فإن المكونات البروتينية فيها لاتعمل بشكل منتظم. وعليه تتعثر عملية نقل الذائبات من الخلية وإليها كما تتثبّطْ عملية وصول مركبات الطاقة وتتأثر عمليات الأيض المعتمدة على الأنظمة الإنزيمية. ومن جانب آخر فإن دهون الأغشية البلازمية من النباتات المقاومة للبرودة تحوي نسبة كبيرة من أحماض دهنية غير مشبعة مقارنة مع النباتات الحساسة والتي لاتتأثر بالانخفاض بدرجة الحرارة. ومن الجدير بالملاحظة أنه أثناء التأقلم لدرجات الحرارة الباردة فإن نسبة الدهون غير المشبعة تزداد مما يوحي بدورها في مقاومة تلك الظروف. وعملية التأقلم في حقيقتها تعمل على خفض درجات الحرارة التي عندها تبدأ دهون الغشاء بالتحول التدريجي من السيولة إلى الحالة شبه البلورية وبالتالي توفير نوع من الحماية ضد الضرر الناجم عن التبريد.

ضرر التجمد Freezing Injury

عندما يتعرض النبات لظروف التجمد فإن بلورات ثلجية قد تتشكل في باديء الأمر في الجدار الخلوي وفي هذه المرحلة فإن الحالة لاتبدو خطرة على النبات حيث يمكن الشفاء منها بالتدفئة. لكن بإطالة فترة التجمد فإن البلورات الثلجية في الجدار لاتلبث أن تستمر بالتشكل والامتداد إلى البروتوبلاست مما يؤدي إلى أضرار مميتة. وفي هذه الحالة يمكن القول بأن النباتات المقاومة قد تحد من تشكل البلورات في الجدار الخلوي والمسافات البينية.

تتباين المقدرة على تحمل درجات حرارة التجمد تحت الظروف الطبيعية في مختلف أنواع النباتات. فعلى سبيل المثال فإن البذور والأنسجة المنزوعة الماء جزئياً والسبورات (الأبواغ) الفطرية يمكن حفظها لفترة طويلة جداً عند درجات الحرارة القريبة من الصفر المئوي. كذلك فإن الخلايا الخضرية المميأة Hydrated يمكن أن تبقى حية إذا بُردت تبريداً سريعاً لتفادي تشكل بلورات ثلجية كبيرة والتي يمكن أن تكبر ببطء وتمزق التراكيب الدقيقة للعضيات الخلوية. والبلورات الثلجية المتشكلة خلال التجمد السريع صغيرة بحيث لايمكنها أن تسبب أضرار ميكانيكية للتراكيب الخلوية. أما تدفئة

الأنسجة لإرجاع الحالة الطبيعية لابد وأن يكون سريعاً أيضاً لمنع تحول البلورات الثلجية إلى بخار ماء بالتسامي. إن زيادة حجوم البلورات الثلجية حتى تبلغ حجوم ضارة يمكن أن تحصل ضمن درجات الحرارة من - ١٠ْ م إلى - ١٠٠ْ م. ويمكن تلخيص الأحداث التي تجري في أنسجة النبات نتيجة لخفض درجة الحرارة إلى تحت درجة تجمد الماء:

١- تبريد فائق للمساحات البينية.

٢- تشكيل بلورات ثلجية في المساحات الخارجية لأن تركيز الذائبات قليل.

٣- يمنع الغشاء البلازمي تكوين مراكز ثلجية داخل الخلايا.

٤- وحيث أنه لايوجد اتصال بين المراكز الثلجية خارج الخلايا والماء الداخلي فإنه يتشكل نوع من التدرج في الضغط البخاري بين خارج الخلية وداخلها.

٥- ثمة توازن يتكون إما بين الماء المتبخر من الخلية والثلج الخارجي وإما أن يتشكل التوازن بتكوين ثلج داخلي.

٦- يعتمد هذا التوازن على معدل التبريد فيما يخص نفاذية الغشاء البلازمي ونسبة المساحة السطحية إلى حجم الخلية.

٧- مقدار نزع الماء في البروتوبلازم يعتمد على التركيز الأزموزي الداخلي وذلك لابد وأن يعتمد على نفاذية الغشاء البلازمي والمساحة السطحية المتاحة للتدفق إلى الخارج. وإذا كان هذا التدفق غير كافٍ فإن توازناً لابد وأن يتكون بتكوين ثلج داخلي والذي يكون عادة قاتلاً.

٨- يصبح الضرر واضحاً بعد عملية التذويب.

مقاومة التجمد Freezing Resistance

يمكن تحسين تحمل التجميد عند -١٠ْم وذلك بالتعرض المسبق إلى ظروف التبريد (٤ْم) أو عن طريق معاملة النبات بحامض الإبسيسيك ABA دون التعرض للبرودة. إن تلك المعاملات تسبب تغيرات في نمط البروتينات الجديدة المبنية، ويبدو أن هناك نوعاً من التشابه بهذا الخصوص بين التعرض للتبريد أو المعاملة بحامض ABA. وإضافة إلى ذلك فإن الدراسات التي أجريت لغرض تحديد المورث المسؤول عن بناء تلك البروتينات قد أوضحت أن الحامض النووي الرايبوزي mRNA نفسه يمكن أن يُستحث في كلتا المعاملتين مما ينعكس على نوع البروتينات المبنية.

يتضمن تأقلم بعض النباتات الخشبية لكبح تكوين بلورات ثلجية حتى عند درجات حرارة منخفضة جداً عن نقطة التجمد النظري. وقد لوحظ ذلك في كثير من الأشجار مثل البلوط Oak والدردار Elm والقَيقَبْ (الاسنفدان) Maple والجوز Walnut

والورد Rose والتفاح Apple والخوخ Peach والكمثرى Pear وغيرها. وتعتمد مقاومة تلك النباتات للتجمد علىّ سعة المساحات خارج الخلية لإيواء بلورات الثلج المتكونة فضلاً عن قدرة البروتوبلاست على تحمل نزع الماء. وبالتالي لاغرابة أن بعض النباتات المتحملة للإجهاد المائي هي أيضاً متحملة للتجمد.

ضرر درجة الحرارة العالية High Temperature Injury

يشمل ضرر درجات الحرارة العالية الإجهاد الحراري Heat stress والصدمة الحرارية Heat shock. وفي الحقيقة فهناك أنواع قليلة من النباتات يمكن أن تتحمل درجات الحرارة أكثر من ٤٥ °م. وقد لوحظ أن الأنسجة أو الخلايا النباتية منزوعة الماء وغير النامية يمكن أن تتحمل درجات الحرارة العالية مما لتلك الخلايا الممتلئة النامية (جدول ١٧-٦). إلا أن هناك حالات استثنائية كثيرة، فعلى سبيل المثال فإن البذور الجافة يمكنها أن تتحمل ١٢٠ °م وحبوب اللقاح تتحمل ٧٠ °م. ويمكن القول، عموماً، بأن الكائنات الحية وحيدة الخلية يمكنها إكمال دورة حياتها فوق ٥٠ °م. ومن تلك الكائنات يلاحظ أن الكائنات بدائية النواة Prokaryotes يمكنها النمو فوق ٦٠ °م.

يمكن إيجاز أعراض الأضرار الناجمة عن درجات الحرارة العالية بظهور تبقعات وتنخر وخصوصاً على السيقان والسويقات تحت الفلقية Hypocotyls، وكذلك يمكن ملاحظة تبقعات شاحبة علي الأوراق والثمار أو يمكن أن تموت تلك الأجزاء من النبات. ومسببات تلك الأضرار يمكن إيجازها كما يلي:

١- تُثبّط عمليات البناء الضوئي والتنفس، حيث بزيادة درجة الحرارة فإن نقص معدلات عملية البناء الضوئي يكون أسرع من معدلات التنفس (شكل ١٧-٧ أ، ب). وأن درجة الحرارة التي عندها تكون كمية CO_2 المثبتة بعملية البناء الضوئي مساوية لكمية CO_2 المتحررة بعملية التنفس تسمى درجة حرارة نقطة التعويض Temperature compensation point. وأعلى من هذه النقطة فإن عملية البناء الضوئي لايمكنها تعويض الكربون المستعمل كمادة تفاعل في عملية التنفس. وثمة ملاحظات لهذا المبدأ حيث تهبط المكونات الكربوهيدراتية وتفقد الخضراوات والفواكه الطعم الحلو الذي تمتاز به تحت الظروف الحرارية العالية. كما أن أوراق الظل ذات «درجة حرارة نقطة التعويض» التي تكون عادة أقل مما لتلك المعرضة لأشعة الشمس بشكل طبيعي بما تحويه من حرارة وضوء. ومن الجدير بالملاحظة أن التنفس السريع نسبة إلى البناء الضوئي عند درجات الحرارة العالية يكون أكثر

وضوحاً وتحديداً في النباتات ثلاثية الكربون مما للنباتات رباعية الكربون أو النباتات المتشحمة (العصارية) ذلك أن عمليات التنفس الضوئي والتنفس العادي تستمر في الارتفاع في النباتات ثلاثية الكربون تحت تلك الظروف.

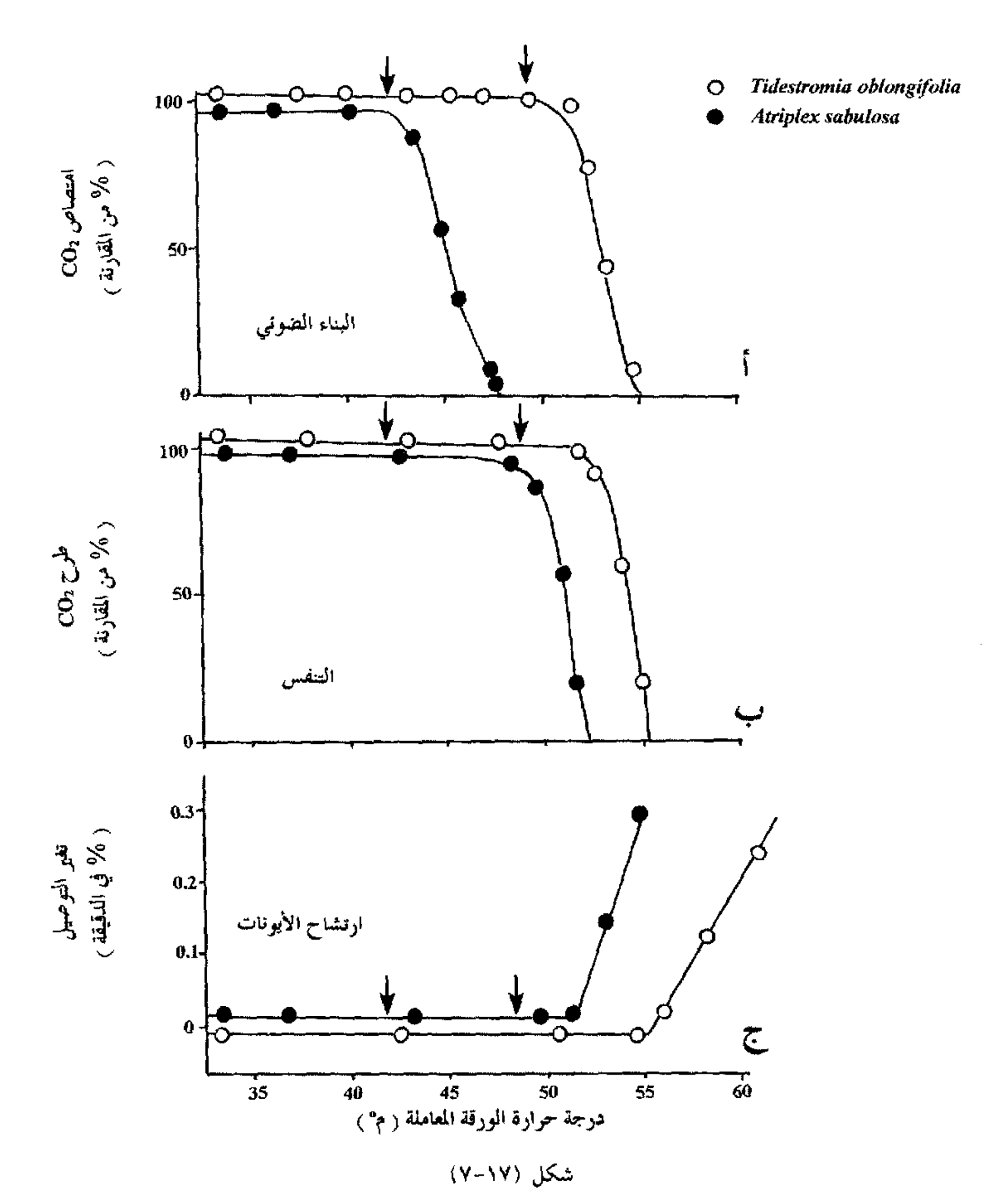
جدول (١٧-٦)

درجات الحرارة العالية التي تسبب قتل النباتات أو أعضاء النبات

النبات	درجة الحرارة القاتلة °م	مدة التعرض
التبغ	٤٩ - ٥١	١٠ دقائق
القرع	٤٩ - ٥١	١٠ دقائق
الذرة	٤٩ - ٥١	١٠ دقائق
الليمون الحامض	٥٠٫٥	١٥ - ٣٠ دقيقة
الصبير	أكثر من ٦٥	-
أوراق البطاطس	٤٢٫٥	ساعة
بادرات الصنوبر	٥٤ - ٥٥	٥ دقائق
بذور البرسيم	١٢٠	٣٠ دقيقة
ثمار العنب	٦٣	-
ثمار الطماطم	٤٥	-
حبوب لقاح الصنوبر	٧٠	ساعة
حزازيات مميأة (Hydrated)	٤٢ - ٥١	-
حزازيات منزوعة الماء (Dehydrated)	٨٥ - ١١٠	-

(Taiz and Zeiger, 1991)

٢- تغيرات سلبية في خصائص الأغشية البلازمية والبروتينات، فزيادة ميوعة الدهون الغشائية عند درجات الحرارة العالية ترتبط مع فقدان وظائف الأغشية الفسيولوجية (شكل ١٧-٧ ج) وقد وجد أن تأقلم بعض النباتات لتلك الظروف مرتبط بدرجة تشبع الأحماض الدهنية في دهون الأغشية والتي تجعلها أقل ميوعة.



شكل (١٧-٧)

استجابة بعض النباتات للإجهاد الحراري

أ - البناء الضوئي، ب - التنفس، ج - ارتشاح الأيونات

تشير الأسهم إلى درجة الحرارة البدائية لتثبيط البناء الضوئي

النتائج توضح أن النبات *Atriplex* أكثر حساسية للحرارة من النبات *Tidestromia*
(Björkman et al., 1980)

ومن جانب آخر فإن درجات الحرارة العالية تسبب نقصاً في قوة الروابط الهيدروجينية والتداخلات الكهروستاتيكية Electrostatic interactions بين المجاميع القطبية للبروتينات ضمن الطور السائل للأغشية البلازمية. وتميل بروتينات الغشاء التامة Integral membrane proteins إلى الارتباط بقوة مع الطور الدهني. وعليه فإن درجات الحرارة العالية تقوم بتحوير تركيب الغشاء مما يؤدي إلى ارتشاح الأيونات منها. إن تغيرات خصائص الأغشية وقدرتها على السيطرة على مرور المواد من الخلية وإليها ذات تأثير كبير على عمليات رئيسية في خلايا النبات مثل عمليات البناء الضوئي والتنفس.

تأقلم النباتات لدرجات الحرارة العالية Acclimation of Plants to High Temperatures

يمكن لبعض النباتات أن تتحمل درجات الحرارة العالية وذلك بتكوين نوع من القدرة على تحمل الضرر. ويشمل ذلك التكيفات التشريحية والفسيولوجية بطريقة مماثلة لما يحصل في التكيف للإجهاد المائي الذي يُنقص استعمال الماء بواسطة تبديد الطاقة. وفي البيئات المشمسة الدافئة حيث تكون الأوراق في تحملها الأقصى، فإن أية زيادة إضافية للحرارة ناجمة عن نقص عملية التبخر للماء أو زيادة امتصاص للطاقة يمكن أن تسبب تلفاً للورقة. وحينما ينقص امتصاص الطاقة وتبرد الورقة فإن القوة الموجهة لامتصاص الماء تنقص كذلك. ويمكن الاستنتاج بأن كلا المجموعتين من النباتات المقاومة للإجهاد المائي أو المقاومة للحرارة إنما تعتمد على التأقلمات نفسها والتي يمكن إيجازها كما يلي:

١- وجود شعيرات ومواد شمعية على سطح الورقة لعكس الحرارة.

٢- التفاف الأوراق وتغيير اتجاهاتها لتلافي أشعة الشمس الحارة.

٣- نمو أوراق صغيرة مجزأة لتقليل سمك الطبقة المحيطة وبالتالي تضخيم عملية فقد الحرارة. وتمتلك بعض الأعشاب الصحراوية أوراق ذات شكلين لتفادي الحرارة الزائدة. ومن أمثلة تلك الأعشاب *Encelia farinosa* الذي يعطي أوراق خضر عديمة الشعيرات في الشتاء وتستبدل بأوراق بيض زغبية في الصيف للغرض أعلاه.

ومن جانب آخر فإن دراسات مستفيضة قد أجريت على تأثير الزيادة المفاجئة لدرجة الحرارة في تأقلم النباتات والكائنات الدقيقة لظروف ارتفاع درجة الحرارة القاتل. وقد استخلصت تلك الدراسات أن هناك بروتينات معينة يجري بناؤها تحت ظروف الارتفاع المفاجيء لدرجة الحرارة تُعرف ببروتينات الصدمة الحرارية Heat Shock Proteins (HSPs). وشخصت ناسخات خاصة بتلك البروتينات (mRNAs) بعد

فترة قصيرة من الصدمة الحرارية (٣ إلى ٥ دقائق). ووجد أن الخلايا أو النباتات المستحثة لبناء تلك البروتينات تبدي تحملاً حرارياً إيجابياً حيث يمكن أن تتحمل درجات حرارة كانت سابقاً تقتل تلك الخلايا أو النباتات. واتضح في السنوات الأخيرة أن تلك البروتينات تمثل عوامل حماية للبلاستيدات الخضر والأنوية، فضلاً عن أن قسماً منها إنزيمات مرتبطة بآليات التحمل الحراري مثل ثبات البروتينات والتشبع للأحماض الدهنية الخاصة بدهون الأغشية.

وأخيراً فإن هناك إجهادات بيئية أخرى تؤثر في مختلف الجوانب الفسيولوجية والكيموحيوية للنباتات والتي يمكن الرجوع إليها (Taiz and Zeiger, 1998; Levitt, 1980).

القراءات الإضافية

١- المراجع الأجنبية

Addicott, F.T. (1983). Abscisic acid. Praeger, New York.

Ayers, R.S. and Westcot, D.W. 1976. Water quality for agriculture. FAO. Rome 1976.

Bankamer, B., and Barber, J. (1997). Structure and membrane organization of photosystem II in green plants. Annu. Rev. Plant Physiol. 48: 641-671.

Bartel, B. (1997). Auxin biosynthesis. Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 48: 51-66.

Batanouny, K.H. (1981). Ecology and flora of Qatar. University of Qatar.

Becker, W.M., and Deamer, D.W. (1991). The world of the cell. 2nd ed. The Bejamin/Cumming: Publishing Company, Inc.

Bidwell, R.G.S. (1979). Plant Physiology. Macmillan, New York.

Björkman, O., Badger, M.R., and Armond, P.A. (1980). Response and adaptation of photosynthesis to high temperatures. pp 233-249. In: Adaptation of plants to water and high temperature stress Turner, N.C., and Kramer, P.J., eds., Wiley New York.

Boyer, J.S. (1985). Water transport. Annu. Rev. Plant Physiol. 36: 473-516.

Boyer, J.S., and Meyer, R.F. (1980). Osmoregulation in plants during drought. pp 199-202. In: Genetic engineering of osmoregulation. Eds.

Rains, D.W., Valentine, R.C., and Hollaeuder, A. Plenum Press, New York.

Bunning, E. (1956). Endogenous rhythms in plants.Annu. Rev. Plant Physiol. 7: 71-90.

Campbell, N.A. (1993). Biology. The Benjamin/Cummings Publishing Company, Inc. Redwood City, California.

Campbell, P.N., and Smith, A.D. (1993). Biochemistry illustrated. 3d ELBS. Longman Group UK Ltd.

Chitnis, P.R. (1996). Photosystem I. Plant Physiol. 111: 661-669.

Cleland, R.E. (1982). The mechanism of auxin-induced proton efflux. pp. 23-31. In: Plant Growth Substances, Wareing P.F., ed., Academic Press, London.

Dale, J.E. and Milthorpe, F.L. (1983). The growth and functioning of leaves. Cambridge University Press, Cambridge.

Davies, P.J., ed. (1987). Plant hormones and their role in plant growth and development. Martinus Nijhoff, Dordrecht, The Netherlands.

Dennis, D.T., and Turpin, D.H. (1993). Plant physiology, biochemistry and molecular biology. Longman Scientific & Technical, England.

DeRobertis, E.D.P., and De Robertis. Jr., E.M.F. (1987). Cell and molecular biology. 8th ed. Lea & Febiger, Philadelphia, USA.

Devlin, R.M. (1975). Plant physiology. 3rd. ed. East - West Press. New Delhi, Madras, INDIA.

Devlin, R.M., and Witham, F.H. (1983). Plant Physiology. Willard Grant Press, Boston, USA.

Epstein, E. (1972). Mineral nutrition of plants. John Wiley, New York.

Esau, K. (1977). Anatomy of seed plants, 2d ed. Wiley, New York.

Evans, M.L. (1985). The action of auxin in plant cell elongation. Crit. Rev. Plant Sci. 2: 213-265.

Flowers, T.J., Troke, P.E., and Yeo, A.R. (1977). The mechanism of salt tolerance in halophytes. Ann. Rev. Plant Physiol. 28: 89-121.

Furuya, M. (1987). Phytochrome and photoregulation in plants. Academic Press, Tokyo.

Gallagher, J.N. (1979). Field studies of cereal leaf growth. I. Initiation and expansion in relation to temperature and ontogeny. J. Exp. Bot. 30(117): 625-636.

Gallon, J.R. and Chaplin, A.E. (1987). An introduction to nitrogen fixation. Cassell, London.

Garner, W.W. and Allard, H.A. (1920). Effect of the relative length of day and night and other factors of the environment on growth and reproduction in plants. J. of Agric. Res. 18: 553-606.

Geiger, D.R., and Fondy, B.R. (1980). Phloem loading and unloading: Pathways and mechanisms. What's New in Plant Physiol. 11: 25-28.

Gerhardt, B. (1983). Localization of β-oxidation enzymes in peroxisomes isolated from nonfatty plant tissues. Planta. 159: 238-246.

Glass, A.D.M. (1989). Plant nutrition. Jones and Bartlett, Boston, USA.

Goldberg, R. (1989). The molecular basis of plant development. Alan R. Liss, New York.

Goldsmith, M.H.M. (1977). The polar transport of auxin. Ann. Rev. Plant Physiol. 28: 439-478.

Goodwin, T.W., and Mercer, E.I. (1983). Introduction to plant biochemistry. Pergamon International Library Oxford, New York.

Greenway, H., and Munns, R. (1980). Mechanisms of salt tolerance in non - halophytes. Annu. Rev. Plant Physiol. 31: 149-190.

Hall, M.A. (1978). Plant structure, function and adaptation. The Macmillan Press LTD. London and Basingstoke, U.K.

Hamner, K.C. and Bonner, J. (1938). Photoperiodism in relation to hormones as factors in floral initiation and development. Botanical Gazette. 100: 388-431.

Harris, D.A. (1995). Bioenergetics at a glance. Blackwell Science Ltd. London.

Hedden, P. (1997). Gibberellin biosynthesis. Enzymes, genes and their regulation. Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 48: 431-460.

Hess, D. (1975). Plant Physiology. Springer - verlag Berlin, Herdelberg, New York.

Hewitt, E.J. (1966). Sand and water culture methods used in the study of plant nutrition. Commonwealth Agricultural Bureau.

Hopkins, W.G. (1995). Introduction to plant physiology. John Wiley & Sons, Inc. New York.

Hsiao, T.C., and Acevedo, E. (1974). Plant responses to water deficits, water - use efficiency, and drought resistance. Agric. Meteorol. 14: 59-84.

Huber, S.C. (1986). Fructose 2,6-bisphosphate as a regulatory metabolite in

plants. Annu. Rev. Plant Physiol. 37: 233-246.

Jarvis, P., and Mansfield, T.A. (1987). Stomatal physiology. Cambridge University Press, Cambridge, U.K.

Kendrick, R.E., and Frankland, B. (1976). Phytochrome and plant growth. Edward Arnold, London.

Kramer, P.J. (1983). Water relations of plants. Academic Press. London.

Lang, A. (1957). The effects of gibberellin upon flower formation. Proceedings of the National Academy of Science USA. 43: 709-717.

Laties, G.G. (1982). The cyanide - resistant, alternative path in higher plant respiration. Annu. Rev. Plant Physiol. 33: 519 - 555.

Läuchli, A., and bieleski, R.L., eds. (1983). Inorganic plant Nutrition (Encyclopedia of plant physiology, New series, vol. 15A, B). Springer - Verlag, Berlin.

Lawlor, D.W. (1993). Photosynthesis. 2nd ed. Longman Scientific & Technical. Longman Group UK Limited, England.

Lea, P.J., and Leegood, R.C. (1993). Plant biochemistry and molecular biology. John Wiley & Sons. Chichester, New York.

Leopold, A.C., and Kriedemann, P. (1975). Plant growth and development. 2nd ed. McGraw-Hill, New York.

Letham, D.S., and Palni, L.M.S. (1983). The biosynthesis and metabolism of cytokinins. Annu. Rev. Plant Physiol. 34: 163-197.

Levitt, J. (1980). Responses of plants to environmental stresses. Vol. I and II Academic Press. Yew York, London.

Lüttge, U., and Higinbotham, N. (1979). Transport in plants. Springer - Verlag. New York, Heidelberg, Berlin, Germany.

Maas, E.V., and Hoffman, G.J. (1977). Crop salt tolerance. Current assessment. J. Irrig. and Drainage Div., ASCE 103(IR2): 115-134.

Mader, S.S. (1993). Biology. 4th ed. Wm. C. Brown Publishers. Dubuque, Iowa. Melbourne, Australia. Oxford, England.

Mansfield, T.A., Hetherington, A.M., and Atkinson, C.J. (1990). Some current aspects of stomatal physiology. Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 41: 55-75.

Marschner, H. (1986). Mineral nutrition of higher plants. Academic Press, London.

Mengel, K., and Kirkby, E.A. (1979). Principles of plant nutrition. International Potash Institute. P.O. Box, CH-3048 Worblaufen - Bern / Switzerland.

Meyer, B.S., Anderson, D.B., Böhning, R.H., and Fratianne, D.G. (1973). Introduction to plant physiology. 2nd ed. D. Van Nostrand Company, LTD. New York, U.S.A.

Moore, T.C. (1979). Biochemistry and physiology of plant hormones. Springer - Verlag. New York, Heidelberg, Berlin, Germany.

Moore, T.S., Jr. (1982). Phospholipid biosynthesis. Annu. Rev. Plant Physiol. 33: 235-259.

Morgan, J.M. (1984). Osmoregulation and water stress in higher plants. Annu. Rev. Plant Physiol. 35: 299-319.

Navari-Izzo, F., Izzo, R. and Quartacci, M.F. (1988). Phospholipid and sterol alterations associated with salinity and water stress in maize roots.

Plant Physio. (Life Sci. Adv.) 7: 137-142.

Navari - Izzo, F., Quartacci, M.F. and Izzo, R. (1989). Lipid changes in maiz seedlings in response to field water deficits. J. Exp. Bot. 40(215): 675-680.

Nelson, N., and Taiz, L. (1989). The evolution of H^+ - ATPases. Trends in Biol. Sciences. 14: 113-116.

Noggle, G.R., and Fritz, G.J. (1983). Introductory plant physiology. Prentice - Hall., INC., Englewood Cliffs, New Jersy 07632.

Oaks, A., and Hirel, B. (1985). Nitrogen metabolism in roots. Annu. Rev. Plant Physiol. 36: 345-365.

Ogren, W.L. (1984). Photorespiration: Pathways, regulation, and modification. Annu. Rev. Plant Physiol. 35: 415-442.

O. Keefe, D.P. (1988). Structure and function of chloroplast cytochrome bf complex. Photosynth. Res. 17: 189-216.

Pandey, S.,N., and Sinha, B.K. (1981). Plant physiology. 2nd. Revised Edition. Vikas Publishing House PVT / LTD. INDIA.

Passarakli, M. (1993). Handbook of plant and crop stress. Marcel Decker, Inc. New York.

Passarakli, M. (1994). Handbook of plant and crop physiology. Marcel Decker, Inc. New York.

Preiss, J. (1982). Regulation of the biosynthesis and degradation of starch. Annu. Rev. Plant Physiol. 33: 431-454.

Qu-Lee, T.M., Turgeon, R., and Wu, R. 1988. Interaction of a gibberellin - induced factor with the upstream region of an α-amylase gene in rice aleuron tissue. Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 85: 6366-6369.

Robb, D.A., and Pierpoint, W.S. (1983). Metals and micronutrients: Uptake and utilization by plants. Academic Press, New York.

Roux, S.J., Wayne, R.O., and Datta, N. (1986). Role of calcium ions in phytochrome responses: An update. Physiol. Plant. 66: 344-348.

Salisburry, F.B., and Ross, C.W. (1992). Plant physiology. Wadsworth Publishing Company, INC., Belmont, California; USA.

Siedow, J.N., and Berthold, D.A. (1986). The alternative oxidase. A cyanide-resistant respiratory pathway in higher plants. Physiol. Plant. 66: 569-573.

Staples, R.C., and Toenniessen, G.H. (1984). Salinity tolerance in plants. Strategies for crop improvement. John Wiley & Sons. New York.

Strogonov, B.P. (1964). Physiological basis of salt tolerance of plants. (as affected by various types of salinity). Translated. Oldbourne Press, London.

Stryer, L. (1988). Biochemistry, 3rd ed. W.H. Freeman, New York.

Sutcliffe, J. (1979). Plants and water. 2nd ed. Studies in Biology. No. 14. Edward Arnold, U.K.

Taiz, L., and Zeiger, E. (1991,1998). Plant physiology. The Benjamin/Cummings Publishing Company, Inc. Redwood City, California.

Thomas, M., Ranson, S.L., and Richardson, J.A. (1973). Plant Physiology, 5th ed. Longman Group Limited. London, U.K.

Ting, I.P. (1982). Plant physiology. Addison-Wesley Publishing Company, Reading, U.K.

Ting, I.P., and Gibbs, M. (1982). Crassulacean acid metabolism. Waverly Press, Baltimore, Maryland.

Turner, N.C., and Kramer, P.J. (1980). Adaptation of plants to water and high temperature stress. John Wiley, New York, USA.

Waisel, Y. (1972). Biology of halophytes. Academic Press, London, New York.

Wareing, P.F. (1982). Plant growth substances. Academic Press, New York.

Wareing, P.F., and Phillips, I.D.J. (1981). The control of growth & differentiation in plants. 3d. ed. Pergamon Press, Oxford, New York.

Waters, E.R., Lee, G.J., and Vierling, E. (1996). Evolution, structure and function of the small heat shock proteins in plants. J. Exp. Bot. 47(296): 325-338.

Wilkins, M.B. (1984). Advanced plant physiology. Pitman. London.

Wilkinson, R.E. (1994). Plant - Environment Interactions. Marcel Decker Inc., New York.

Willmer, C.M. (1983). Stomata, Longman, London, New York.

Yang, S.F., and Hoffman, N.E. (1984). Ethylene biosynthesis and its regulation in higher plants. Annu. Rev. Plant Physiol. 35: 155-189.

Yasseen, B.T. (1983). An analysis of the effects of salinity on leaf growth in Mexican wheats. Ph.D. Thesis. The University of Leeds, U.K.

Yasseen, B.T. and Al-Maamari, B.K.S. (1995). Further evaluation of the resistance of Black barley to water stress. Preliminary assessment for selecting drought resistance barley. J. Agron. Crop Sci. 174: 9-19.

Yasseen, B.T. and Al-Omary, S.S. (1994). An analysis of the effects of water stress on leaf growth and yield of three barley cultivars. Irrig. Sci. 14: 157-162.

Zeevaart, J.A.D., and Greelman, R.A. (1988). Metabolism and physiology of abscisic acid. Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 39: 439-473.

Zimmermann, M.H., and Milburn, J.A., eds. (1975). Transport in plants. I. Phloem transport. Encyclopedia of plant physiology, New series, vol. I. Springer - Verlag, New York.

٢- المراجع العربية

أحمد، رياض عبد اللطيف (١٩٨٤). الماء في حياة النبات - مديرية دار الكتب للطباعة والنشر - جامعة الموصل - العراق.

أحمد، رياض عبد اللطيف (١٩٨٧). فسلجة الحاصلات الزراعية ونموها تحت الظروف الجافة (الشد الرطوبي): مديرية دار الكتب للطباعة والنشر - جامعة الموصل - العراق.

البيومي، عبد العزيز السعيد، صالح، يسري السيد، سيد، أسامة هنداوي وتركي، عائشة عبد الله (١٩٩٦). بيولوجيا النبات - جامعة قطر - كلية العلوم - ص.ب.: ٢٧١٣ - الدوحة - قطر - دار العلوم للطباعة والنشر والتوزيع - ص.ب.: ١٦٧١ - الدوحة - قطر.

المدرس، هيبت والعلي، فائزة عزيز محمود (١٩٧٦). فسلجة النباتات الزهرية (مترجم) - مديرية مطبعة الجامعة - جامعة الموصل - العراق.

الوهيبي، محمد حمد (١٩٨٤). العلاقات المائية للنبات - عمادة شؤون المكتبات - جامعة الملك سعود - الرياض - م ع س.

الوهيبي، محمد حمد (١٩٩٠). الموجز في البناء الضوئي - عمادة شؤون المكتبات - جامعة الملك سعود - م ع س

الوهيبي، محمد حمد و باصلاح، محمد عمر (١٩٩٧) - فسيولوجيا النبات العامة - الجزء الأول - النشر العلمي والمطابع - جامعة الملك سعود - م ع س.

حسونة، محمد جمال الدين (١٩٧٧). أساسيات فسيولوجيا النبات - دار المطبوعات الجديدة - زغلول حماده خلفاء - الإسكندرية - ج م ع.

حسين، عاصم محمود (١٩٨٥). مقدمة فسلجة النبات (مترجم) - مديرية مطبعة الجامعة - جامعة الموصل - العراق.

سيد محمد، عبد المطلب (١٩٨٠). نمو النبات (مترجم) - مؤسسة دار الكتب للطباعة والنشر - جامعة الموصل - العراق.

سيد محمد، عبد المطلب (١٩٨٢). الهرمونات النباتية - فسلجتها وكيمياؤها الحيوية (مترجم) - مديرية دار الكتب للطباعة والنشر - جامعة الموصل - العراق.

سيد محمد، عبد المطلب (١٩٨٣). البناء الضوئي - مديرية مطبعة الجامعة - جامعة الموصل - العراق.

شراقي، محمد محمود، خضر، عبد الهادي، سلامة، علي سعد الدين وكامل، نادية (١٩٨٥). فسيولوجيا النبات (مترجم) - المجموعة العربية للنشر - القاهرة - ج م ع.

عبد الحافظ، محمد جميل (١٩٧٨). فسيولوجيا النبات، جـ ١ - مطبوعات جامعة الرياض (١٦) - شركة مطابع الجزيرة - الرياض - م ع س.

عبد الحافظ، محمد جميل (١٩٧٨). فسيولوجيا النبات جـ ٢ (الإنزيمات وأيض النبات) - مطابع جامعة الرياض - م ع س.

عبد الحافظ، محمد جميل، نجيب، محمد ربراهيم، نداء إسماعيل عبد العزيز، أبو ريا، محمد أحمد وخليل، أحمد إبراهيم (١٩٦٦). فسيولوجيا النبات (مترجم) - دار النهضة العربية - ٣٢ شارع عبد الخالق ثروت - القاهرة - ج م ع.

عبد القادر، فيصل، عبد اللطيف، فهيمة، شوقي، أحمد، أبو طبيخ، عباس والخطيب، غسان (١٩٨٢). علم فسيولوجيا النبات - مؤسسة دار الكتب للطباعة والنشر - العراق.

عبدول، كريم صالح (١٩٨٧). منظمات النمو النباتية - جـ ١ - جامعة صلاح الدين - أربيل - العراق.

عبدول، كريم صالح (١٩٨٨). فسلجة العناصر الغذائية في النبات - جامعة صلاح الدين - أربيل - العراق.

محمد، عبد العظيم كاظم (١٩٧٧). مبادىء تغذية النبات - مؤسسة دار الكتب للطباعة والنشر - جامعة الموصل - العراق.

محمد، عبد العظيم كاظم (١٩٨٥). علم فسلجة النبات جـ ١، جـ ٢، جـ ٣ - مديرية دار الكتب للطباعة والنشر - جامعة الموصل - العراق.

ياسين، بسام طه (١٩٩٢). فسلجة الشد المائي في النبات - دار الكتب للطباعة والنشر - جامعة الموصل - العراق.

كشاف إنجليزي - عربي

A:

Abscisic acid (ABA)	حامض الابسيسيك (هرمون مثبط للنمو)
Abscission	انفصال أجزاء النبات
Absolute specificity	تخصص مطلق
ACC (1-Amino-Cyslopropane-1-Carboxylic Acid)	مادة وسطية مهمة في البناء الحيوي للأثيلين
Acclimation	تأقلم
Acid - Growth theory	نظرية النمو الحامضي للاتساع الخلوي
Acropetal polar transport	نقل قمي الاستقطاب
Actin filament	خيط أكتين
Action spectrum	فعل طيفي
Activator	منشط
Active absorption (transport)	الامتصاص (النقل) النشط
Active process	عملية نشطة أو حيوية
Acyl carrier protein (ACP)	حامل أسل بروتيني
Adhesion force	قوة التلاصق
Adsorption	الامتزاز (التجمع السطحي)
Albuminous cell	خلية زلالية
Alcoholic fermentation	تخمر كحولي
Aleurone layer	طبقة اليرونية
Aleuroplast	بلاستيدة البروتين

Alkaloids	قلويدات (مركبات نيتروجينية حلقية)
Allosteric regulation	تنظيم ألوستيري (من بعد)
Allosteric site	موقع ألوستيري (بعيد)
Alpha - oxidation (α - oxidation)	أكسدة ألفا
Alternate electron pathway	المسار الالكتروني البديل
Amplitude	السعة (للايقاع اليومي)
Amyloplast (Leucoplast)	بلاستيدة النشا
Anabolism	التحول الغذائي البنائي
Anaerobic oxidation	أكسدة لاهوائية (بدون أكسجين)
Anaphase	الطور الإنفصالي
Annuals	النباتات الحولية
Anthesin	أنثيسين (هرمون التزهير)
Anthophyta	قسم النباتات الزهرية (كاسيات البذور)
Anticodon loop	عقدة مضادة للشفرة
Antiport transport	النقل المتضاد
Apical meristem	نسيج إنشائي قمي (مرستيم قمي)
Apoenzyme	إنزيم مجرد
Apoplast	نظام الجدر الخلوية والمساحات البينية
Apparent free space	المساحة الحرة الظاهرية
Apposition	النمو التراكمي على السطح الداخلي للجدار الخلوي
Aquaporin	أكوابورين (قناة في الغشاء البلازمي لنقل الماء)
Ascent of sap	صعود العصارة

ATP (Adenosine Triphosphate)	أدينوسين ثلاثي الفوسفات (أو ثلاثي فوسفات الأدينوسين)
ATPase proton pump	مضخة ATP ase البروتونية
Autolysis	تحلل ذاتي
Autonomous regulation	تنظيم ذاتي
Autoradiograpy	التصوير الشعاعي الذاتي
Auxins	الأكسينات (أحد هرمونات نمو النبات)
Avoidance mechanism	آلية تفادي للإجهاد
Avoidance of reversible strain	تفادي الشد العكسي
Axillary bud	برعم أبطي

B:

Back diffusion	الإنتشار العكسي
Basipetal polar transport	نقل قاعدي الاستقطاب
Bermuda grass	عشب برمودا (النجيل - شرش النجيل)
Beta - oxidation (β - oxidation)	أكسدة بيتا
Biennials	النباتات ثنائية الحول
Binding protein	بروتين رابط
Biochemistry	الكيمياء الحيوية
Biological rhythm	إيقاع أحيائي (بيولوجي)
Biomass	الكتلة الحية
Biophysics	الفيزياء الحيوية
Biotechnology	تقنية حيوية

Blue - light photoreceptor	مستقبل الضوء الأزرق
Blue - light response	استجابة الضوء الأزرق
Bolting	تشمرخ
Bond	رابطة
Bound auxin	أُكسين مقيد
Brownian movement	الحركة البراونية
Buffer solution	محلول منظم للرقم الهيدروجيني
Bulk flow	الانسياب الإجمالي (الكتلي)
Butyryl - ACP	بيوترايل حامل اسل بروتيني

C:

Calvin cycle	دورة كالفن
Capillary water	الماء الشعري
Carotenoid	شبه كا روتين (كاروتينويد)
Carrier - ion complex	معقد الأيون - الحامل
Carrier protein	مركب بروتيني حامل (ناقل)
Carrier site	موقع للمركب الحامل (الناقل)
Casparian strip	شريط كاسبار
Cation exchange capacity	السعة التبادلية الكاتيونية
Cell biology	بيولوجية الخلية
Cell cortex	قشرة الخلية
Cell cycle	الدورة الخلوية

Cell development	تطور الخلية
Cell differentiation	تميز خلوي
Cell division	الانقسام الخلوي
Cell enlargement (expansion)	الاتساع الخلوي
Cell physiology	فسيولوجيا الخلية
Cell plate	الصفيحة الخلوية
Cell wall	جدار الخلية
Cell wall loosening	ليونة (ارتخاء) الجدار الخلوي
Cellular compartmentalization	التوزيع الداخلي للخلية
Cellular metabolism	أيض خلوي
Cellular redox reactions	تفاعلات الأكسدة والاختزال الخلوية
Cellulose micelle	مايسيلة سليلوزية (خيط أو مذيلة سليلوزية)
Channel protein	قناة بروتينية
Chardakov method	طريقة شارداكوف
Chelating forms	أشكال مخلبية أو مخلَّبة
Chemiosmotic theory	النظرية الكيموأزموزية
Chilling injury	ضرر التبريد
Chlorophyll	كلوروفيل (يخضور)
Chloroplast	بلاستيدة خضراء
Chlorosis	الشحوب أو الاصفرار
Chromatic reticulum	الشبكة الكروماتينية
Chromoplast	بلاستيدة ملونة

Chromoprotein	بروتين صبغي
Chromosome	كروموسوم أو صبغي
Circadian rhythm	إيقاع يومي
Cisternae	سسترنات (أغشية جهاز جولجي أو الشبكة الأندوبلازمية)
Citric acid cycle	دورة حامض الستريك
Cloning	تنسيل أو إكثار المورثات أو الجينات
Coenzyme	مرافق الانزيم
Cofactor	مساعد الانزيم
Cohesion force	قوة التماسك
Cohesion - tension theory	نظرية الشد والتماسك
Colloidal solution	محلول غرواني
Competitive inhibition	التثبيط التنافسي
Concentration gradient	تدرج التركيز (منحدر التركيز أو ممال التركيز)
Conformational state	حالة شكليةللإنزيم
Conjugated auxin	أكسين مقترن
Conjugated protein	بروتين مقترن
Cooperativity	التعاونية
Cork cambium	كامبيوم فليني (نسيج إنشائي)
Corpus	البدن (في القمة النامية للساق)
Cotransort	نقل مشترك
Covalent bond	رابطة تساهمية
Crassulacean acid metabolism (CAM)	الأيض الحامضي العصاري

Cristae	كرستات (أعراف أو ثنيات)
Critical day length	طول النهار الحرج
Cryoscopic osmometer	جهاز قياس الجهد الأزموزي
Curvature method	طريقة إنحناء السويقة
Cuticular transpiration	النتح الأدمي
Cyclic electron pathway	مسار النقل الالكتروني الدائري
Cyclic photophosphorylation	الفسفرة الضوئية الدائرية
Cytochrome pump	مضخة سايتوكروم
Cytochrome system	نظام السايتوكروم
Cytokinesis	إنقسام السايتوبلازم
Cytokinin	السايتوكاينين (أحد هرمونات نمو النبات)
Cytokinin - binding factor	عامل رابط للسايتوكاينين
Cytoplasm	السايتوبلازم
Cytoplasmic streaming	التيار السايتوبلازمي
Cytoskeleton	الهيكل السايتوبلازمي
Cytosol	السايتوسول

D:

Dark reactions	تفاعلات الظلام (التفاعلات اللاضوئية)
Day break	توقف نهاري
Day - neutral flowering plant (DNP)	نبات زهري محايد لطول النهار
Debranching enzyme	إنزيم محلل للتفرعات في الاميلوبكتين

Deciduous plant	نبات نفطي
Defoliation	نزع الأوراق
Deformation	إعادة تشكيل
Degradation	تحلل أو تكسير
Degradative process	عملية تحللية
Dehydration avoidance	تفادي نزع الماء
Dehydration tolerance	تحمل نزع الماء
Dehydrogenases	إنزيمات نازعة للهيدروجين
Denaturation	تغير الخصائص (في البروتينات)
De novo synthesis	البناء بالمسار الجديد
Deoxyribose nucleid acid (DNA)	الحامض النووي الرايبوزي منقوص الأكسجين (د ن ا)
Deplasmolysis	الشفاء من البلزمة
Deposition	التراكم
Desiccation stress	الإجهاد التجفيفي
Desorption	إعادة الامتصاص
Determinate growth	نمو محدود
Detoxification products	نواتج نزع السمية
Development	تطور
Devernalization	عكس الارتباع
Dextrorotatory	يميني الدورة
Dialysis	الفصل الغشائي
Dictyosomes	دكتيوسومات (جهاز جولجي في النبات)

Dielectric constant	ثابت التكهرب الثنائي
Differentially permeable membrane	غشاء ذو نفاذية اختيارية أو تفاضلية
Differentiation	تميز
Diffuse expansion	الاتساع المنتشر
Diffusion coefficient	معامل الانتشار
Dilution	التخفيف
Dimer	مزدوج (للمركبات المعقدة الضخمة)
Dispersed medium	الوسط المنتشر
Dispersion medium	وسط الانتشار
Disulphide bond	رابطة ثنائية الكبريتيد
Domain	حقل (للمركبات المعقدة الضخمة)
Donnan equilibrium	اتزان دونان
Dormancy	كمون (للبراعم والبذور)
Drosera	دروزيرا (نبات خناق الذباب)
Drought	الجفاف (عندما ينخفض معدل سقوط الأمطار لدرجة كبيرة)
Drought avoidance	تفادي الجفاف
Drought escape	الهروب من الجفاف
Drought resistance	مقاومة الجفاف
Drought stress	الإجهاد الجفافي
Drought tolerance	تحمل الجفاف
Dye method	طريقة الصبغة

E:

Efflux	التدفق (الدفق) إلى الخارج
Elaioplast	بلاستيدة الدهن
Elastic extensibility	التمدد المرن (قابلية التمدد)
Elasticity	المطاطية (المرونة)
Electric double layer	الطبقة الكهربائية المزدوجة
Electrocapillary theory	النظرية الكهروشعرية
Electrochemical gradient	تدرج كهرو كيميائي
Electrogenic	مولد الكتروني (مولد للجهد الكهربائي)
Electron transport system	نظام النقل الالكتروني
Electroosmosis theory	النظرية الكهروأزموزية
Electrophoresis	الفصل بالتيار الكهربائي (الحمل الكهربائي أو الهجرة الكهربائية)
Electropotential gradient	تدرج الجهد الكهربائي
Electrostatic interactions	تداخلات الكتروستاتيكية (كهروستاتيكية)
Emulsifier agent	عامل استحلاب
Emulsion	مستحلب
Enantiomorphic forms	صور المشابهات الضوئية للمركبات
Encode	يشفر (للمعلومات الوراثية)
Endocytosis	الإدخال
Endodermis	بشرة داخلية (إندوديرمس)
Endoenzyme	إنزيم داخلي
Endoplasmic reticulum	الشبكة الاندوبلازمية

Endosperm	سويداء البذرة (إندوسبرم)
Energy of activation	طاقة التنشيط
Entropy	إنتروبيا (قياس للطاقة غير المتاحة)
Ephemerals	الحوليات العشبية
Epidermal bladder	مثانة البشرة
Epinasty	الالتواء (الإنحناء)
Esterases	إنزيمات تحلل الروابط الاسترية
Ethylene	الإثيلين (هرمون مثبط للنمو)
Ethylene forming enzyme (EFE)	الأنزيم المكون للأثيلين
Etioplast	بلاستيدة شاحبة
Evocation	الإثارة (للتزهير)
Exclusion mechanism	آلية العزل
Excretion	الإخراج
Exocytosis	الطرح أو الإخراج
Exodermis	بشرة خارجية
Exoenzyme	إنزيم خارجي
Extracellular space	مساحة خارج خلوية
Extrusion mechanism	آلية استبعاد (للملح الفائض)

F:

Facilitated diffusion	الانتشار الميسر
Facultative response	استجابة اختيارية

Far-red	أحمر بعيد
Feedback control	سيطرة التغذية الرجعية
Field capacity	السعة الحقلية (للتربة)
Flooding stress	إجهاد الفيضان
Floral stimulus	محفز التزهير
Florigen	فلوريجين (هرمون محفز للتزهير)
Fluid - mosaic model	النموذج الفسيفسائي المائع
Fluorescence	اللصف أو الفلورة
Foolish seedling	البادرة المضحكة أو البلهاء
Free-enzyme preparations	مستحضرات إنزيمية مستقلة عن الخلية
Freezing injury	ضرر التجمد
Freezing resistance	مقاومة التجمد
Fructans	فركتانات (عديد التبلمر من الفركتوز)
Fucose	سكر فيوكوز

G:

Gap phase I (Growth phase I) GI	طور فاصل أول (طور نمو أول)
Gap phase II (Growth phase II) G2	طور فاصل ثاني (طور نمو ثاني)
Gelation	تكوين الجل (غرواني صلب)
Gene	مورث (جين)
Gene activation	تنشيط المورث (الجين)
Gene expression	تعبير المورث (الجين)

Gene promoter	منشط المورث (الجين الحاث)
Genetic crossing	التضريب الوراثي
Genetic engineering	الهندسة الوراثية
Genetic hybridization	التهجين الوراثي
Geotropism	الانتحاء الأرضي (انتحاء الجاذبية الأرضية)
Gibberellin	الجبريلين (أحد هرمونات النبات المحفزة للنمو والتزهير)
Girdling (Ringing)	التحليق
Globular protein	بروتين كروي (جلوبيولين)
Glucomannans	جلوكومانانات (أحد أنواع أشباه السليلوز)
Gluconeogenesis	توليد الجلوكوز
Glucosyl transferase	إنزيم ناقل للجلوكوز
Glycolipid	دهن سكري
Glycolysis	التحلل السكري
Glycoprotein	بروتين سكري
Glycosidases	إنزيمات تحليل الروابط الجلايكوسيدية
Glyoxylate cycle	دورة جلايو كسليت
Glyoxysome	جلايو كسيسوم
Golgi apparatus (bodies)	جهاز جولجي (أجسام جولجي)
Grana	جرانات مفردها جرانة (Granum)
Ground state	حالة الخمود
Group specificity	تخصص مجموعة للإنزيمات
Growth duration	فترة النمو

Growth process	عملية النمو
Growth rate	معدل النمو
Growth retardant	معوق للنمو
Guttation	الادماع

H:

Halophyte	نبات ملحي
Heat of fusion	حرارة الإنصهار
Heat of vaporization	حرارة التبخر
Heat shock protein (HSP)	بروتين الصعق (الصدمة) الحراري
Heat stress	الإجهاد الحراري
Hemicellulose	شبه سليلوز (هيميسليلوز)
Heterotrophic	تغذية غير ذاتية
Hexose monophosphate shunt	تحويلة أحادي فوسفات السكر السداسي
High temperature injury	ضرر درجة الحرارة العالية
Hormone imbalance	اختلال (عدم) التوازن الهرموني
Hydathode	ثغر مائي
Hydraulic agent	عامل هيدروليكي (قوة)
Hydrogen bond	رابطة هيدروجينية
Hydrolases	إنزيمات التحلل المائي
Hydrophilic colloid	غرواني محب للماء
Hydrophilic gel	جل محب للماء

Hydrophilic sol	سول محب للماء
Hydrophobic colloid	غرواني كاره للماء
Hydrostatic pressure	ضغط هيدروستاتيكي
Hypertonic solution	محلول عالي الازموزية
Hyportonic solution	محلول منخفض الازموزية

I:

Imbibant	المادة المتشربة
Imbibition	التشرب
Imbibition pressure	الضغط التشربي
Inactivation	إخماد أوتثبيط
Incipient plasmolysis	البلزمة الابتدائية
Incipient wilting	الذبول الأولي (الابتدائي)
Indeterminate growth	نمو غير محدود
Induction	الحث (الاستحثاث)
Inflorescence	نورة زهرية
Influx	التدفق (الدفق) إلى الداخل
Infrared irradiation	إشعاع تحت أحمر
Injurious strain	الشد (الإجهاد) الضار
Inner space	المساحة الداخلية
Integral membrance complex (protein)	معقد غشائي تام (بروتين غشائي تام)
Intercalary meristem	نسيج إنشائي بيني (مرستيم بيني)

Intercellular space	المساحة البينية للخلايا
Intermediate carrier	مركب حامل وسطي
Intermediate filament	خيط وسطي
Intermembrane space	المنطقة بين الغشائين
Interphase	الطور البيني (الطور بين كل انقسامين خلويين)
Intracellular	ضمن الخلايا
Intussusception	الاندماج
Ion accumulation theory	نظرية التراكم الأيوني
Ion antagonism	التضاد الأيوني
Ion exchange	التبادل الأيوني
Ion stress	الإجهاد الأيوني
Ionizing radiation	إشعاع مؤين
Isoenzyme	شبيه إنزيم
Isomerases	انزيمات التشابه
Isotonic solution	محلول متوازن (متساوي الازموزية)
Isotopic exchange	تبادل النظائر

J:

Juvenility	الحداثة

K:

Kranz - type leaf anatomy	تشريح الضفيرة للورقة (اكليل)

Kinetic energy	طاقة حركية
Krebs cycle (TCA cycle)	دورة كريبس (دورة الحامض ثلاثي الكربوكسيل)

L:

Lag phase	الطور التباطؤي (النمو البطيء)
Lemellae	الصفائح في البلاستيدة
Lateral meristem	نسيج إنشائي جانبي (مرستيم جانبي)
Leaf buttress	مسند ورقي
Leaf primordium	بادىء (منشيء) الورقة
Lenticel	عديسة
Leucoplast	بلاستيدة عديمة اللون (بلاستيدة النشا)
Levorotatory	يساري الدورة
Ligases (Synthetases)	انزيمات البناء بالطاقة
Light harvesting complex II (LHCP)	معقد حاصد الضوء
Light reactions	تفاعلات الضوء
Lipophobic	كاره للدهون
Lipoprotein	بروتين دهني
Loading	التحميل (النقل اللحائي)
Logarithmic phase (Rapid growth)	الطور اللوغارتمي (النمو السريع)
Logistic curve	المنحنى المنطقي
Long - day flowering plant (LDP)	نبات النهار الطويل الزهري
Loosening factor	عامل الليونة

Lyophilic system	نظام غرواني محب لوسط الانتشار
Lyophobic system	نظام غرواني كاره لوسط الانتشار
Lysosome	لايسوسوم

M:

Malate - switch hypothesis	فرضية تحول المالات
Maltodextrin	مالتوديسكترين
Marginal meristem	نسيج إنشائي حافي
Mass flow	الانسياب الكتلي (الإجمالي)
Matric potential	جهد الغروانيات
Matrix	الحشوة
Meristematic tissue	نسيج إنشائي (مرستيمي)
Mesophytes	النباتات الوسطية
Metalloprotein	بروتين معدني
Metaphase	الطور الاستوائي
Michaelis constant	ثابت ميكايلس
Microbial denitrification	نزع نيتروجين ميكروبي
Microbodies	الأجسام الدقيقة
Microfilament	خيط دقيق
Microsome	جسيم دقيق
Microtubules	أنيبات دقيقة
Middle lamella	الصفيحة الوسطى

Mild stress	الإجهاد الطفيف
Mitochondria	مايتوكوندريا
Mitosis	الانقسام الفتيلي (الخيطي)
Mobile element	عنصر متحرك
Moderate resistance	مقاومة معتدلة
Moderate sensitive	معتدلة الحساسية
Moderate stress	الإجهاد المعتدل
Molecular biology	علم الأحياء الجزيئية
Molecular sieve chromatography	الكروماتوجرافي بالمنخل الجزيئي
Monoclonal antibodies	أجسام مضادة وحيدة النسيلة
Monomer	مونومر (أصغر وحدة لبناء الجزئيات الكبيرة)
Morphogenesis	التشكل الظاهري
Multinet growth theory	نظرية النمو الشبكي المتعدد
Mutual precipitation	الترسيب المتبادل

N:

Necrosis	تنخر
Neutral fat	الدهن المتعادل
Nicotinamide adenine dinucleotide (NAD)	نيكوتين أمايد أدينين ثنائي النيكليوتيد
Nicotinamide adenine dinucleotide phosphate (NADP)	نيكوتين أمايد أدينين ثنائي النيكليوتيد الفوسفات
Night break	توقف ليلي
Nitrification	النيترة (تحول الأمونيا إلى نترات)

Nitrifying bacteria	بكتريا النيترة
Non-competitive inhibition	تثبيط غير تنافسي
Non-cyclic electron pathway	المسار الالكتروني غير الدائري
Nuclear envelope	الغلاف النووي
Nucleoplasm	البلازم النووي (العصير النووي)
Nucleoprotein	بروتين نووي
Nutritional imbalance	عدم توازن غذائي

O:

Obligate response	استجابة اجبارية
Oleosome	جسم دهني
Oscillation	تذبذب
Osmol	أوزمول (وحدة قياس الجهد الازموزي)
Osmometer	مقياس الجهد الازموزي
Osmoregulation	التنظيم الازموزي
Osmosis	الازموزية
Osmotic adjustment	التعديل الأزموزي
Osmotic effect	التأثير الأزموزي
Osmotic mechanism	الية أزموزية
Osmotic potential	الجهد ا لأزموزي
Osmotin	أزموتين (بروتين يُبنى بتأثير الاجهاد المائي أو الملحي)
Oxidases	إنزيمات الأكسدة

Oxidative catabolism	الهدم التأكسدي
Oxidative phosphorylation	الفسفرة التأكسدية
Oxidoreductases	إنزيمات الأكسدة والاختزال

P:

P - protein	بروتين اللحاء
Passage cells	خلايا المرور
Passive absorption	الامتصاص السلبي (غير النشط)
Pentose phosphate pathway	مسار فوسفات السكر الخماسي المفسفر
Peptide bond	رابطة بيبتيدية
Periclinal division	انقسام محيطي
Pericycle	الدائرة المحيطة (البريسيكل)
Periderm	البريدرم
Permanent wilting percentage (PWP)	النسبة المئوية للذبول الدائم
Permeability	النفاذية
Peroxisome	بيروكسيسوم
Phospholipid	دهن فوسفاتي
Photolysis	تحلل ضوئي
Photomrphogenesis	التشكيل الظاهري الضوئي
Photooxidation	الأكسدة الضوئية
Photoperiodism	التأقت الضوئي
Photophile (Light loving phase)	محب للضوء

Photoreceptor	مستقبل ضوئي
Photorespiration	التنفس الضوئي
Photosynthesis	البناء الضوئي
Photosynthetic carbon reduction cycle	دورة اختزال الكربون البنائية الضوء
Photosynthetic pigments	صبغات البناء الضوئي (الصبغات التمثيلية)
Photosynthetic organisms	الكائنات بنائية الضوء
Photosynthetic phosphorylation	الفسفرة البنائية الضوئية
Phototropism	الانتحاء الضوئي
Phragmoplast	فراجموبلاست
Phragmosome	فراجموسوم
Phyllotaxy	ترتيب الأوراق على الساق
Physiological drought	الجفاف الفسيولوجي
Phytochrome	الفايتوكروم (مادة صبغية هرمونية تمتلك استجابات متباينة)
Plasmodesmata	الخيوط البلازمية
Plasmolysis	البلزمة
Plasmolytic method	طريقة البلزمة
Plastic deformation	التشكيل غير العكسي
Plasticity	لدونة
Point of inflexion	نقطة الانقلاب (في معدل نمو الورقة)
Posttranscription	ما بعد عملية النسخ (الاستنساخ)
Posttranslation	ما بعد عملية الترجمة
Pressure chamber method	طريقة غرفة الضغط

Pressure flow theory	نظرية الانسياب الضغطي
Pressure potential	جهد الضغط
Primary direct stress injury	الضرر الابتدائي المباشر للإجهاد
Primary growth	النمو الابتدائي
Primary indirect stress injury	الضرر الابتدائي غير المباشر للإجهاد
Promoter activator	منشط دافع
Prophase	الطور الابتدائي أو التمهيدي
Prosthetic group	مجموعة إضافية (فعالة أو مرافقة)
Protective effect	تأثير واقٍ
Protector activator	منشط واقٍ للإنزيمات
Protein turnover	استقلاب البروتين
Proteolytic enzyme	إنزيم محلل للبروتين
Proton flux	الدفق (التدفق) البروتوني
Psychrometric method	الطريقة السايكرومترية
Pumping station	محطة ضخ

Q:

Qualitative response	استجابة نوعية
Quantitative response	استجابة كمية

R:

Radioautography	التصوير الاشعاعي الذاتي

Rapid growth (Logarithmic phase)	النمو السريع (الطور اللوغارتمي)
Recombinant DNA	DNA معاد التنظيم (تأشب)
Reductases	إنزيمات الاختزال
Reflection coeffiecient (σ)	معامل الانكسار (الانعكاس)
Rejuvenation	إعادة طور الحداثة
Replication	التضاعف أو التكرار
Resistant plant	نبات مقاوم
Respiratory quotient	معامل التنفس
Ribose nucleic acid (RNA)	الحامض النووي الرايبوزي (ر ن ا)
Ribosome	رايبوسوم
Ringing (Girdling)	التحليق
Ripeness - to - flower	اكتمال النمو بإتجاه التزهير
Root cap	قلنسوة الجذر
Root hair zone	منطقة الشعيرات الجذرية
Root pressure	الضغط الجذري
Rotational energy	طاقة دورانية
Plasma membrane	غشاء بلازمي
Receptor protein	بروتين مستقبل
Rough endoplasmic reticulum (RER)	الشبكة الاندوبلازمية الخشنة

S:

Salt gland	غدة ملحية

Salt respiration	التنفس الملحي
Salt shock	الصعق الملحي (الصدمة الملحية)
Salt stress (Salinity)	الاجهاد الملحي(الملوحة)
SAM (S - adenosylmethionine)	كبريت- أدينوسايل ميثيونين (مادة وسطية مهمة لبناء الاثيلين)
Sand culture	المزرعة الرملية
Saturation effect	ظاهرة الاشباع
Saturation plot	علاقة بيانية تشبعية
Scotophile (Dark loving phase)	محب للظلام
Scutellum	القصعة (الفلقة في الحبوب)
Second messenger	المراسل الثاني
Secondary growth	النمو الثانوي
Secondary meristem	النسيج الانشائي الثانوي (المرستيم الثانوي)
Secondary stress injury	الضرر الثانوي للإجهاد
Secretion	الافراز
Selectivity coefficient	معامل الاختيارية
Semi - permeable membrane	غشاء شبه منفذ
Senescence	شيخوخة
Sensitive (Susceptible)	حساس
Severe stress	الاجهاد القاسي
Short - day flowering plant (SDP)	النبات قصير النهار الزهري
Sigmoid curve	منحنى بشكل الحرف S
Signal transduction pathway	مسار توصيل الاشارة

Simple diffusion	الانتشار البسيط
Sink	المصرف
Slow growth (Lag phase)	النمو البطيء
Small ribosomal subunit	وحدة الرايبوسوم الصغيرة
Smooth endoplasmic reticulum (SER)	الشبكة الاندوبلازمية الملساء
Solation	تكوين غرواني سائل
Solute potential	جهد الذائبات (الجهد الازموزي)
Source	المصدر
Spatial arrangement	ترتيبات فراغية
Specific heat	الحرارة النوعية
Specific ion effect	التأثير الايوني الخاص
Specificity	التخصص
Spherosome	سفيروسوم (الجسم الكروي)
Starch - sugar hypothesis	فرضية النشا - السكر
Start codon (AUG)	شفرة البداية
Starvation	الجوع
Stationary phase (Slow growth)	النمو البطيء (النمو المفقود)
Statocytes	خلايا تحوي ستاتوليث (Statoliths)
Statoliths	ستاتوليث (أجسام حرة في الخلية الطرفية)
Stereochemical specificity	تخصص كيموفرغي
Stomatal apparatus	الجهاز الثغري
Stomatal transpiration	النتح الثغري

Stop codon	شفرة التوقف
Stress avoidance	تفادي الاجهاد
Stress hormone	هرمون الاجهاد (ABA)
Stress relaxation	ارتخاء الشد
Stroma	ستروما (الحشوة في البلاستيدة الخضراء)
Suberin	سيوبرين
Subsidiary cell	خلية مساعدة
Substrate level phosphorylation	فسفرة على مستوى مادة التفاعل
Succulence	التشحم أو العصارية
Summer dieback	سقوط الأوراق الغضة
Surface tension	الشد السطحي
Suspension solution	محلول عالق
Symbiotic association	علاقة تكافلية
Symplast	نظام السايتوبلازم (النظام الحي)
Symport transport	نقل متزامن
Synthesis phase (S)	طور بناء المادة النووية
Synthetases (Ligases)	انزيمات البناء بالطاقة

T:

Telophase	الطور النهائي
Temperature compensation point	درجة حرارة نقطة التعويض
Temperature stress	اجهاد درجة الحرارة

Template	الطبعة الوراثية (القالب الوراثي)
Tensil strength	مقاومة الشد
Thermal conductivity	التوصيل الحراري
Thermocouple psychrometer	سايكروميتر ذو المزدوج الحراري
Thermogenesis	توليد حراري
Thioester bond	رابطة ثايواستر
Thixotrophy	انعكاس الأطوار (تحول السول إلى جل وبالعكس)
Thylakoid membrane	غشاء ثايلاكويد
Tip expansion	الاتساع الطرفي
Tissue culture	الزراعة النسيجية
Tolerance mechanism	آلية تحمل
Tolerance of irreversible strain	تحمل الضرر غير العكسي
Tonoplast	غشاء الفجوة (تونو بلاست)
Toxic effect	التأثير السام
Transacylases	إنزيمات نقل مجاميع اسل
Transaminases	إنزيمات نقل مجاميع أمين
Transcellular strands	أشرطة عبر الخلايا
Transcellular streaming	تيار عبر الخلايا
Transcription	النسخ (الاستنساخ)
Transferases	الإنزيمات الناقلة
Transglycosidases	إنزيمات نقل مجاميع جلايكوسايد
Transition reactions	تفاعلات انتقالية

Transphosphorylases	إنزيمات نقل مجموعات الفوسفات
Transpiration	النتح
Transport protein	بروتين ناقل
Tricarboxylic acid cycle (TCA)	دورة الحامض الثلاثي الكربوكسيل
Tropism	الانتحاء
Tunica	الغلاف (القمية النامية للساق)
Turgidity	الامتلاء أو الانتفاخ
Turgor pressure	الضغط الانتفاخي (ضغط الامتلاء)
Tyndall phenomenon	ظاهرة تندال

U:

Ultracentrifugation	الطرد المركزي الفائق
Ultramicroscope	المجهر الدقيق
Ultrasonification	استعمال موجات فوق الصوتية
Uncoupler of oxidative phosphorylation	فاصل (مانع) الفسفرة التأكسدية لإنتاج ATP
Uniport transport system	نظام آحادي النقل
Unloading	تفريغ المركبات (النقل اللحائي)
Upstream of the stranscription start site	أعلى موقع بدء عملية الاستنساخ

V:

Vaculated cell	خلية ذات فجوة
Vacuolation	تكوين فجوات

Vascular cambium	كامبيوم وعائي (نسيج إنشائي لإنتاج الأنسجة الوعائية)
Vernalin	ارتباعين أو فيرنالين (هرمون الارتباع)
Vernalization	الارتباع
Vesicle	حويصلة
Vibrational energy	طاقة تذبذبية
Viscoelastic extension	اتساع مرن باللزوجة
Viscosity	اللزوجة

W:

Wall loosening factor (WLF)	عامل الليونة
Wall plasticity	لدونة الجدار
Wall pressure	ضغط الجدار
Water culture	المزرعة المائية
Water deficit stress	إجهاد نقص الماء
Water potential	الجهد المائي
Water stress	الاجهاد المائي
Whitail	الذيل السوطي

X:

X-ray crystallograhic analysis	التحليل بالأشعة السينية البلوري
Xerophytes	النباتات الصحراوية

Y:

Yielding	التطويع (تغيير خصائص الجدار أثناء النمو)

Z:

Zeitegbers	مانح الوقت (Time giver)
Zone of elongation	منطقة الاستطالة
Zone of maturation	منطقة اكتمال النمو